



# Investissement Maternel: Perspectives en Démographie et Evolution

Frédéric Branger

## ► To cite this version:

Frédéric Branger. Investissement Maternel: Perspectives en Démographie et Evolution. Ecologie, Environnement. 2010. hal-01139225

**HAL Id: hal-01139225**

**<https://hal-enpc.archives-ouvertes.fr/hal-01139225>**

Submitted on 3 Apr 2015

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ECOLE POLYTECHNIQUE

PROMOTION 2007

BRANGER FRÉDÉRIC

RAPPORT DE STAGE

---

# INVESTISSEMENT MATERNEL: PERSPECTIVES EN DÉMOGRAPHIE ET EN ÉVOLUTION

---

NON CONFIDENTIEL

PUBLICATION

*Option:* Département de Biologie

*Champ de l'option:* Biologie et Ecologie

*Directeur de l'option:* YVES MÉCHULAM

*Directeur de stage:* SAMUEL PAVARD

*Dates du Stage:* du 12/04/2010 au 12/07/2010

*Adresse de l'organisme:*

Laboratoire d'Eco-anthropologie et Ethnobiologie (UMR 7206)

61, rue Buffon Bâtiment 139

75011 Paris

# Contents

<b>1</b>	<b>Index des notations</b>	<b>3</b>
<b>2</b>	<b>Glossaire</b>	<b>3</b>
<b>3</b>	<b>Introduction</b>	<b>4</b>
<b>4</b>	<b>Modèle de Leslie</b>	<b>6</b>
4.1	Principe des modèles matriciels de projection de population . . . . .	6
4.2	Théorème de Perron-Frobenius . . . . .	7
4.3	Mise en forme matricielle du modèle de Leslie . . . . .	7
4.4	Paramétrisation . . . . .	8
4.4.1	Survie . . . . .	8
4.4.2	Fécondité . . . . .	10
4.5	Démographie . . . . .	11
4.6	Analyse des perturbations . . . . .	12
<b>5</b>	<b>Modèle incorporant un investissement maternel (BOMS)</b>	<b>14</b>
5.1	Mise en forme matricielle . . . . .	14
5.2	Paramétrisation de la survie des orphelins . . . . .	17
5.3	Démographie . . . . .	18
5.4	Scenarios évolutionnaires . . . . .	19
<b>6</b>	<b>Modèle incorporant un investissement maternel et grand-maternel (BOGMS)</b>	<b>20</b>
6.1	Mise en forme matricielle . . . . .	21
6.2	Démographie . . . . .	22
6.3	Scénarios évolutionnaires . . . . .	23
<b>7</b>	<b>Modèle incorporant un investissement des aînées (BOSS)</b>	<b>25</b>
7.1	Mise en forme matricielle . . . . .	25
7.2	Démographie . . . . .	26
7.3	Scenarios evolutionnaires . . . . .	27
<b>8</b>	<b>Conclusion</b>	<b>29</b>
<b>9</b>	<b>Références bibliographiques</b>	<b>30</b>
<b>10</b>	<b>Annexes</b>	<b>31</b>
10.1	Annexe 1: démonstration de l'utilisation du théorème de Perron-Frobenius pour une ma- trice non irréductible. . . . .	31
10.2	Annexe 2: comment augmenter le risque des orphelins et diminuer celui des non orphelins pour que la proportion d'enfants atteignant l'âge adulte reste inchangé. . . . .	31
10.3	Annexe 3: matrice du modèle BOGMS . . . . .	32
10.4	Annexe 4: matrice du modèle BOSS . . . . .	35

## 1 Index des notations

- $\alpha$  âge de première reproduction
- $\beta$  âge de dernière reproduction
- $\omega$  longévité cad âge maximal atteignable
- $P_X$  taux de survie (parmi les individus d'âge  $X$ , une proportion  $P_X$  atteint l'âge  $X + 1$ )
- $F_X$  taux de fécondité (un individu d'âge  $X$  donne naissance en moyenne à  $F_X$  nouveaux-nés)
- $h$  fonction de risque de mortalité (*mortality hazard function* dans la littérature)
- $S$  fonction de survie ( $S(X)$  donne la proportion des individus qui atteignent l'âge  $X$ )
- $\alpha_0$  âge à partir duquel la survie de l'enfant est indépendante de la survie de sa mère
- $RR_0$  risque relatif de décès à la naissance entre orphelin et non orphelins
- $\lambda$  taux de croissance d'une population
- $w$  vecteur de structuration par catégories (cad proportion d'individus de chaque catégorie)
- $\delta$  risque relatif de décès à la naissance entre non orphelins et le modèle de référence

## 2 Glossaire

- **Allocare:** Terme générique définissant tout comportement d'adulte autre que la mère ayant trait à l'élevage et l'éducation des enfants.
- **Altricialité:** Une espèce est dite altriciale lorsque la croissance et le développement des enfants nécessitent des soins post-nataux prodigués par des individus adultes.
- **Elasticité** (par rapport à un paramètre  $P$ ): variation du taux de croissance suite à une augmentation *proportionnelle* du paramètre (différent de la **sensitivité** où c'est une augmentation *absolue*).
- **Fitness:** Succès reproducteur d'un génotype mesuré par sa survie, sa fécondité ou par d'autres traits d'histoire de vie.
- **Intervalle intergénésiq**ue: durée entre deux reproductions successives.
- **Investissement maternel:** Se réfère dans sa définition évolutive stricto sensu à toutes caractéristiques ou comportements des parents qui augmentent la fitness de leurs enfants.
- **Pléiotropie:** un gène est dit pléiotrope lorsqu'il affecte plusieurs traits phénotypiques. On parle de *pléiotropie antagoniste* lorsqu'un même gène entraîne un effet positif aux âges jeunes et un effet négatifs aux âges avancés.
- **Taux de croissance d'une population:** Désigne la valeur par laquelle doit être multiplié l'effectif d'une population afin d'obtenir son effectif au pas de temps suivant (considérant que la population présente une distribution stable par classe d'âge). Valeur propre dominante de la matrice de projection.
- **Valeur reproductive:** capacité d'un individu présentant un certain génotype de transmettre ses gènes aux générations suivantes.

### 3 Introduction

#### La théorie des traits d'histoire de vie

Chez les organismes sexués, la pérennité de l'information génétique est assurée par la reproduction. Si l'on considère que la sélection naturelle tend vers une adaptation optimale d'un organisme à son milieu (compte tenu des contraintes phylogénétiques limitant le champ des adaptations possibles), alors la capacité à survivre et à se reproduire définit une "stratégie" de reproduction. De cette stratégie, aussi appelée *histoire de vie*, dépend la transmission de son patrimoine génétique aux générations futures.

La théorie des histoires de vie offre le cadre théorique pour étudier l'évolution de ces stratégies ([11, 14]). Elle permet d'étudier le timing des événements survenant au cours de la vie des individus. Chez les mammifères par exemple, ces événements sont le poids à la naissance, la vitesse de croissance, l'âge au sevrage, l'âge et la taille à la maturité sexuelle, l'âge au premier enfant, la longueur de la période reproductive, les longueurs des intervalles intergénéraliques, l'espérance de vie, etc.

Comprendre l'évolution de ces traits est fondamental en biologie évolutive. Ensemble, ils déterminent les trajectoires de croissance, de fertilité et de survie, selon l'âge ou le stade de développement physiologique. A l'échelle de l'*individu*, ces trajectoires peuvent être interprétées comme l'expression ultime du phénotype d'un organisme, car elles définissent sa valeur sélective. A l'échelle de la *population*, elles déterminent la dynamique de la population dans son ensemble, et par conséquent le théâtre écologique dans lequel les forces évolutives opèrent (mutation, sélection naturelle, migrations, dérive génétique).

#### Les humains: des mammifères particuliers

Les traits d'histoire de vie peuvent être classés selon un *continuum lent-rapide* (une fois que l'effet de la taille a été pris en compte): des espèces présentent une maturité sexuelle tardive, peu d'enfants par portée, une survie adulte élevée et un temps de génération long; aux espèces qui se reproduisent précocement, produisent de larges portées, chez qui la survie des adultes est précaire et le temps de génération court. Les primates sont à l'extrémité lente de ce continuum. Les humains sont *les plus lents* de ces primates, à l'exception toutefois de la fertilité. Celle-ci est en effet exceptionnellement élevée (en l'absence de contraception) et caractérisée par des *intervalles intergénéraliques très brefs* ([15]). Chez la femme, la reproduction est de plus condensée sur une période très courte, limitée en début de vie par une longue période juvénile, et en fin de vie reproductive par une sénescence rapide de la fertilité, suivie d'une cessation soudaine de la reproduction lors de la *ménopause*. La ménopause est à son tour suivie d'une *longue vie post-reproductive*. Nous ne savons pas encore très bien si la ménopause est partagée par les autres primates, et si la longue vie post-reproductive observée de nos jours doit être considérée comme un caractère ancestral chez l'humain (les études paléodémographiques montrent peu de fossiles d'individus survivant après 50 ans [2], mais des études démographiques de populations de chasseur-cueilleurs contemporains montrent le contraire [10]). Aucune théorie évolutive consensuelle ne permet à ce jour d'expliquer l'évolution des traits d'histoire de vie des primates en général et de l'humain en particulier.

#### Histoire de vie, investissement parental et socialité

Chez de très nombreuses espèces, la survie et le développement des enfants sont dépendants des soins prodigués par un (des) parent(s) après la naissance. On dit alors que l'enfant est altricial. Chez les mammifères, cet *investissement parental postnatal* inclut la *lactation* et l'*alimentation*, mais aussi la *protection*, l'*affection* et l'*éducation*. Ces comportements parentaux sont nécessaires au développement physiologique et comportemental des enfants, et sont indispensables à la survie des enfants jusqu'à la maturité sexuelle.

L'investissement parental postnatal est donc une composante à part entière de la reproduction, et est considéré comme un trait d'histoire de vie fondamental chez les mammifères. Chez de nombreux primates sociaux, et chez l'humain en particulier, il est déterminant dans la *socialisation des juvéniles* et dans l'établissement de leurs statuts au sein du groupe.

#### Investissement des apparentés et survie de l'enfant chez l'humain

L'importance de l'investissement maternel a été amplement étudiée ces dix dernières années. Il est très difficile de le chiffrer en termes de coûts tant il est complexe et variable selon les populations. Une

estimation de celui-ci se base sur des données démographiques, en comparant la survie des orphelins de mère à celle des enfants dont la mère est vivante (c'est ce type de mesure que nous utiliserons).

L'investissement des apparentés non maternels demeure en revanche peu connu. Dans certaines études, la grand-mère maternelle semble avoir plus d'importance que le père ([8]). Ces effets variables peuvent être dus à la répartition des rôles entre les sexes et au contexte écologique. Ils peuvent également avoir comme origines des différences dans l'appréhension culturelle du développement et de l'éducation de l'enfant dans les sociétés (ex matrilinéaire vs patrilinéaire, famille nucléaire ou élargie, enfant communautaire, adoption fréquente, etc). Dans tous les cas ces études corrélatives sont soumises à des limitations statistiques (faible échantillonnage, facteurs confondants mal pris en compte), et des difficultés d'évidence de causalité (les corrélations peuvent être dues aux gènes partagés ou à l'environnement).

### Coévolution de l'investissement maternel et des traits d'histoire de vie

En 2005, Pavard et col. définissent et estiment une mesure démographique simple de l'investissement maternel chez l'humain, qu'ils intègrent dans un modèle classique de la démographie et de l'écologie évolutionnaire ([4]). Cela leur permet de mieux comprendre en quoi l'investissement parental a co-évolué dans notre espèce avec la survie et la fertilité à chaque âge ([5]).

Les auteurs s'intéressent par exemple à comprendre qu'elles ont pu être les conséquences d'une augmentation de l'*altricialité* des enfants au cours de la lignée des hominines. En effet la théorie de la prématuration humaine cherche à expliquer pourquoi les nouveaux nés humains sont plus immatures à la naissance que les nouveaux nés des autres espèces de grands singes. Elle tient le raisonnement suivant. L'acquisition de la bipédie a entraîné le rétrécissement du bassin des femmes, et donc du canal pelvien à travers duquel passe le nouveau-né pendant l'accouchement. Un à deux millions d'années plus tard, l'augmentation de la taille du cerveau de l'enfant (liée à l'augmentation de volume encéphalique des individus du genre homo) s'est trouvée contrainte par cette limitation anatomique. L'évolution a donc opté pour une solution alternative: la réduction du temps de gestation. Le nouveau-né vient au monde avec le crâne le plus gros possible compte tenu de l'anatomie de la mère (ce qui fait que l'accouchement est extrêmement douloureux et dangereux, contrairement aux grands singes), puis celui-ci continue à augmenter en volume après la naissance. L'enfant prématuré est ainsi devenu plus dépendant des soins de sa mère et durant une plus longue période. Il est aussi probable que ce phénomène de prématuration de l'enfant soit à l'origine de l'évolution des capacités cognitives, langagières et sociales des Hominines. Le rôle des mères dans l'éducation des enfants est ainsi devenu déterminant. De la naissance à l'âge adulte, il ne s'agit plus simplement d'élever ses enfants, mais aussi de les éduquer.

L'importance de la survie de la mère pour la survie de ses enfants a probablement augmenté considérablement suite à ces changements. Or Pavard et al. montrent qu'une augmentation de l'*altricialité* des enfants, favorise l'émergence d'une période reproductive plus brève et intensive, ainsi qu'une sénescence de la reproduction en fin de vie féconde et l'émergence d'une longue période post-reproductive.

Cependant, ce modèle reste limité du fait qu'il est difficilement applicable à d'autres espèces que l'humain et qu'il ne permet pas d'intégrer facilement des scénarios sociaux, démographiques et environnementaux plus complexe. Un moyen de palier ce défaut serait d'étendre ce modèle à un modèle matriciel de projection de population, modèle très utilisé en étude de l'*évolution des traits d'histoire de vie* car il s'adapte à beaucoup d'espèces et permet d'estimer la force de la sélection naturelle sur les gènes impliqués dans la survie et la fertilité à chaque âge.

C'est la démarche que nous avons adopté dans cette microthèse. Plus précisément, nous avons développé trois modèles permettant d'intégrer l'importance de certains apparentés pour la survie des enfants : 1) la mère (modèle BOMS pour *bet on the mother survival*) ; 2) la mère et la grand-mère (modèle BOGMS pour *bet on the grandmother survival*) et 3) la mère et les grandes sœurs (modèle BOSS pour *bet on the sisters survival*).

Pour chacun des modèles nous avons apporté un effort particulier à la paramétrisation de ces investissements et construit des scénarios évolutionnaires pertinents permettant de mieux comprendre comment l'évolution ou la nature de ces investissements influencent la force de la sélection sur la survie et la fécondité à tous les âges.

## 4 Modèle de Leslie

La majorité des résultats des parties 4.1 et 4.2 sont tirés de [1].

### 4.1 Principe des modèles matriciels de projection de population

On divise la population en plusieurs catégories. Ces catégories sont principalement de deux types: géographiques (des effectifs dans différentes îles par exemple) ou qualitatives (comme les individus d'âge  $X$ ). A chaque pas de temps, un individu d'une catégorie peut:

- rester dans sa catégorie
- changer de catégorie (comme vieillir d'un an, et passer de la catégorie des individus d'âge  $X$  aux individus d'âge  $X + 1$ )
- donner naissance à des individus d'autres catégories

Les coefficients de transition ( $P$ ,  $F$  et  $G$  dans l'exemple ci-dessous) quantifient ces transitions. Nous ferons ici comme hypothèses que les coefficients de transitions sont *identiques à chaque pas de temps* et *déterministes* (ce ne sont pas des variables aléatoires). La dynamique de la population peut se représenter par un schéma (communément appelé cycle de vie dans la littérature) constitué de patches (les catégories de la population) et de flèches représentant les transitions entre les différentes catégories. Dans l'exemple ci-dessous, nous avons réparti la population en trois catégories: les juvéniles, les adultes reproducteurs et les adultes post-reproducteurs.

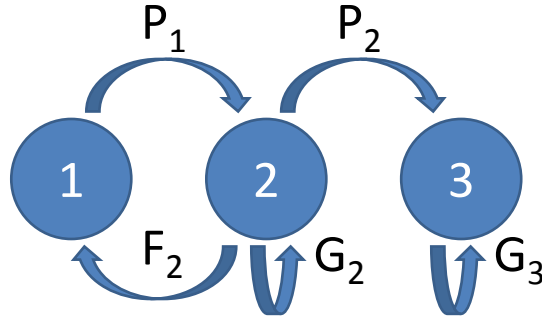


Figure 1: Cycle de vie

Si on note  $n(t) = \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \end{pmatrix}$  le vecteur des abondances des catégories de la population au temps  $t$ , celui au temps  $t + 1$  peut s'écrire:

$$n(t+1) = \begin{pmatrix} 0 & F_2 & 0 \\ P_1 & G_2 & 0 \\ 0 & P_2 & G_3 \end{pmatrix} n(t) = An(t) = A^t n(0) \quad (1)$$

où  $A$  est appelée *matrice de projection*. Tous ses coefficients sont positifs. La matrice de projection et le cycle de vie sont deux représentations équivalentes du problème: à un cycle de vie peut être associé une matrice de projection et vice versa.

L'équation (1) fait ressortir le fait que le comportement de  $A^t$  va déterminer la dynamique de la population. C'est donc cette matrice que nous allons étudier en détail, et nous allons voir que sous certaines hypothèses elle vérifie des propriétés très particulières.

## 4.2 Théorème de Perron-Frobenius

**Quelques définitions:** Une matrice  $A$  est dite *non-négative* si tous ses coefficients sont positifs ou nuls.

Une matrice non-négative est dite *irréductible* si lorsqu'on considère son cycle de vie associé, il existe un chemin pour aller de n'importe quel patch à n'importe quel autre. Dans l'exemple ci dessus,  $A$  n'est pas irréductible. En effet il est impossible d'aller du patch 3 au patch 1.

Enfin une matrice est dite *apériodique* si  $\exists k \in \mathbb{N}$  tel que  $A^k$  ait tous ses coefficients strictement positifs. Il est nécessaire que  $A$  soit irréductible pour être apériodique. Il est possible d'évaluer l'apériodicité de  $A$  au regard de son cycle de vie associé: c'est le cas si le pgcd de la longueur des boucles est de un (comme dans l'exemple ci-dessus: on a une boucle de longueur un (celle qui se referme sur 2)).

**Théorème de Perron-Frobenius:** Si  $A$  est une matrice non négative, irréductible et apériodique. Alors:

- Il existe une valeur propre dominante *réelle*  $\lambda_1$  au sens où  $\forall \lambda \neq \lambda_1 \in Sp(A), |\lambda| < \lambda_1$  où  $Sp(A)$  désigne le spectre de  $A$ , c'est à dire l'ensemble de ses valeurs propres.
- Cette valeur propre est simple, et le vecteur propre  $w_1$  associé a tous ses composantes de même signe (il peut donc être choisi tel que  $\forall i, w_{1i} > 0$  et  $\sum_{i=1} w_{1i} = 1$ ).

**Propriétés remarquables** Décomposons  $\mathbf{n}(0)$  dans la base diagonalisant  $A$ :

$$\mathbf{n}(0) = c_1 \mathbf{w}_1 + \dots + c_s \mathbf{w}_s$$

Alors  $\mathbf{n}(t) = \lambda_1^t c_1 \mathbf{w}_1 + \dots \lambda_s^t c_s \mathbf{w}_s$ . Comme  $\lambda_1$  est dominante on a  $\frac{\mathbf{n}(t)}{\lambda_1^t} \rightarrow c_1 \mathbf{w}_1$

Ainsi la dynamique de la population après un temps suffisamment long est indépendant du vecteur des abondances initiales  $\mathbf{n}(0)$  (mais dépend de  $\lambda_1$  et  $\mathbf{w}_1$ ): c'est le phénomène d'*ergodicité*.  $\lambda_1$  est appelé *taux de croissance*, et le vecteur propre associé à droite  $\mathbf{w}_1$  (vérifiant  $A\mathbf{w}_1 = \lambda_1 \mathbf{w}_1$ ) et renormalisé ( $\sum_i w_{1i} = 1$ ) est appelé le *vecteur de structuration par classes*. Le vecteur propre à gauche  $\mathbf{v}_1$  (vérifiant  $\mathbf{v}_1 A = \lambda_1 \mathbf{v}_1$ ) est appelé la *valeur reproductive*.

Ainsi, au bout d'un temps suffisamment long, la proportion des individus de chaque catégorie dans la population reste la même (donnée par  $w_1$ ) et à chaque pas de temps l'effectif est multiplié par  $\lambda_1$ .

## 4.3 Mise en forme matricielle du modèle de Leslie

Ce type de modèle développé par Leslie en 1945 est utilisé en démographie pour étudier la dynamique d'une population structurée par âges définie par la survie et la fécondité à chaque âge des individus qui la composent.

Dans tout ce qui suit nous notons  $\alpha$  l'âge de première reproduction,  $\beta$  l'âge de dernière reproduction et  $\omega$  l'âge maximal atteignable (la longévité). Lors de nos applications numériques nous prendrons toujours  $\alpha = 15$ ,  $\beta = 50$  et  $\omega = 100$ .

Les différentes catégories de la population sont les individus de même âge, il y en a donc  $\omega$ .

Notons  $P_X$  le *taux de survie* à l'âge  $X$ , c'est à dire que chaque année, une fraction  $P_X$  des individus d'âge  $X$  survivent et passent dans la catégorie des individus d'âge  $X + 1$ .

Notons également  $F_X$  le *taux de fécondité* à l'âge  $X$ : chaque année, un individu d'âge  $X$  donne naissance à  $F_X$  nouveaux-nés en moyenne.  $F_X$  est défini pour  $\alpha \leq X \leq \beta$ .

Les pas de temps étant de un an, les nouveaux-nés (âgés de 0 ans) ne sont pas une catégorie de population. Les individus d'âge  $X$  donnent naissance chaque année à  $F_X P_0$  enfants de un an (il faut qu'il y ait naissance *puis* que les nouveaux-nés survivent jusqu'à l'âge de un an). Le cycle de vie associé est représenté par la figure (2).



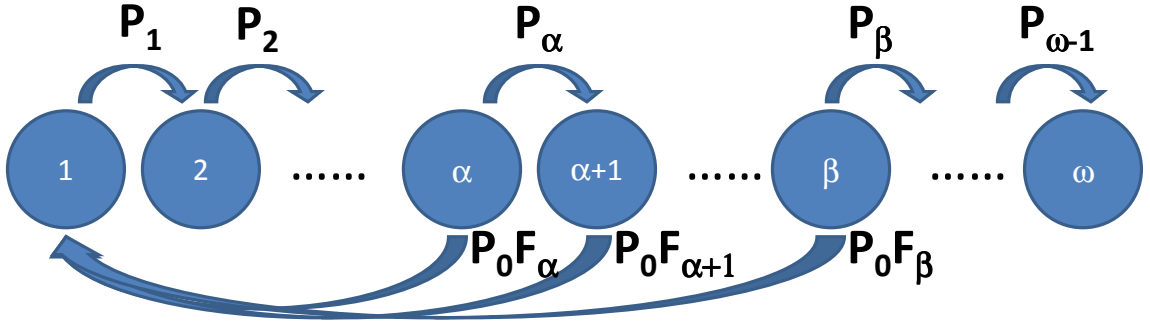


Figure 2: Schéma de dynamique de population

La matrice de projection associée peut être écrite de la manière suivante (Leslie, 1945):

$$A = \begin{pmatrix} 0 & \dots & 0 & F_\alpha P_0 & \dots & F_\beta P_0 & 0 & \dots & 0 \\ P_1 & & & & & & & & \\ & \ddots & & & & & & & \\ & & \ddots & & & & & & \\ & & & 0 & & & & & \\ & & & P_\alpha & & & & & \\ & & & & \ddots & & & & \\ & & & & & \ddots & & & \\ & & & & & & P_\beta & & 0 \\ & & & & & & & 0 & \ddots \\ & & & & & & & & & P_{\omega-1} & 0 \end{pmatrix} \quad (2)$$

**Utilisation du théorème de Frobenius** La matrice  $A$  est effectivement positive et apériodique (on a des boucles de longueur  $(\alpha + 1), (\alpha + 2)$  etc donc “pgcd(longueur des boucles)=1”), mais n’est pas irréductible (à partir des âges post-ménopauses, on ne peut pas atteindre les âges juvéniles).

Parce que cette matrice n’est pas irréductible, le théorème de Perron-Frobenius ne semble pas s’appliquer à première vue. Nous montrons néanmoins en annexe 10.4 que les résultats du théorème restent valables.

Lorsque nous manipulerons par la suite des matrices plus compliquées, nous nous retrouverons dans le même cas de figure (matrice non irréductible mais théorème “applicable”).

Pour calculer  $\lambda$  et  $w$ , nous utiliserons le logiciel Matlab, avec la fonction *sparse*, car les matrices que nous manipulerons seront toutes *éparses* (de l’ordre de  $N$  termes non nuls pour une matrice de taille  $N \times N$ ).

## 4.4 Paramétrisation

Dans cette partie nous discutons de la façon de déterminer les paramètres  $F_X$  et  $P_X$ .

### 4.4.1 Survie

**Modèle de Siler** Le risque de mortalité est modélisé classiquement chez les mammifères par une fonction de Siler [13]. Cette fonction suppose que le risque de mortalité résulte de trois composantes indépendantes: une constante tout au long de la vie, une composante correspondant à la période juvénile et une autre correspondant au vieillissement. La *fonction de risque de mortalité* (mortality hazard)  $h(t)$  s’écrit alors:

$$h(t) = a_1 e^{-b_1 t} + a_2 + a_3 e^{b_3 t} \quad (3)$$

où  $a_1 + a_2 + a_3$  est le niveau de risque de mortalité à la naissance,  $b_1$  détermine la vitesse à laquelle la mortalité infantile diminue avec l'âge,  $b_2$  la vitesse à laquelle la mortalité augmente aux grands âges et  $a_2$  est associé à la mortalité extrinsèque.

La fonction  $h(t)$  donne la probabilité de survivre jusqu'à l'âge  $X$ , notée *fonction de Survie*  $S(X)$  par la formule:

$$S(X) = e^{-\int_0^X h(t)dt} = \exp\left(\frac{a_1}{b_1}(e^{-b_1 X} - 1)\right)\exp(-a_2 X)\exp\left(\frac{a_3}{b_3}(1 - e^{b_3 X})\right) \quad (4)$$

On a bien  $S(0) = 1$ ,  $\lim_{X \rightarrow \infty} S(X) = 0$  et  $S$  strictement décroissante.

La probabilité de survivre jusqu'à l'âge  $X + 1$  sachant qu'on a survécu jusqu'à l'âge  $X$  (soit  $P_X$ ) s'écrit alors  $\frac{S(X+1)}{S(X)}$  d'après la formule des probabilités conditionnelles.

On en déduit alors de (4):

$$P_X = \exp\left(-\frac{a_1}{b_1}e^{-b_1 X}(1 - e^{-b_1})\right)\exp(-a_2)\exp\left(-\frac{a_3}{b_3}e^{b_3 X}(e^{b_3} - 1)\right) \quad (5)$$

**Estimation des paramètres** Dans [2], l'auteur fait référence à différents articles donnant une estimation des cinq paramètres  $a_1, a_2, a_3, b_1$  et  $b_3$  pour différentes populations. La première est une population d'hommes préhistoriques, les données étant estimées par des études paléodémographiques. Les deux suivantes sont issues de populations contemporaines (West1 et West 23).

Dans [3], les auteurs utilisent des estimations des paramètres pour une population de chasseurs-cueilleurs amazoniens, les Achés, ainsi que pour la population du Québec Ancien. La première population est intéressante car elle pourrait se rapprocher d'une population d'hommes du passé. La deuxième a été très étudiée car les femmes Québécoises mettaient au monde un nombre d'enfants remarquablement élevé, ce qui leur a fait gagné la "guerre des berceaux" contre les Canadiens anglophones (en faisant plus d'enfants, les francophones sont devenus plus nombreux et donc plus difficiles à assimiler et discriminer). Cette population présente donc un taux de croissance très élevé.

Enfin dans [10], les auteurs étudient plusieurs populations de chasseurs cueilleurs et estiment des valeurs "moyennes" pour les paramètres (Hunter-gatherer).

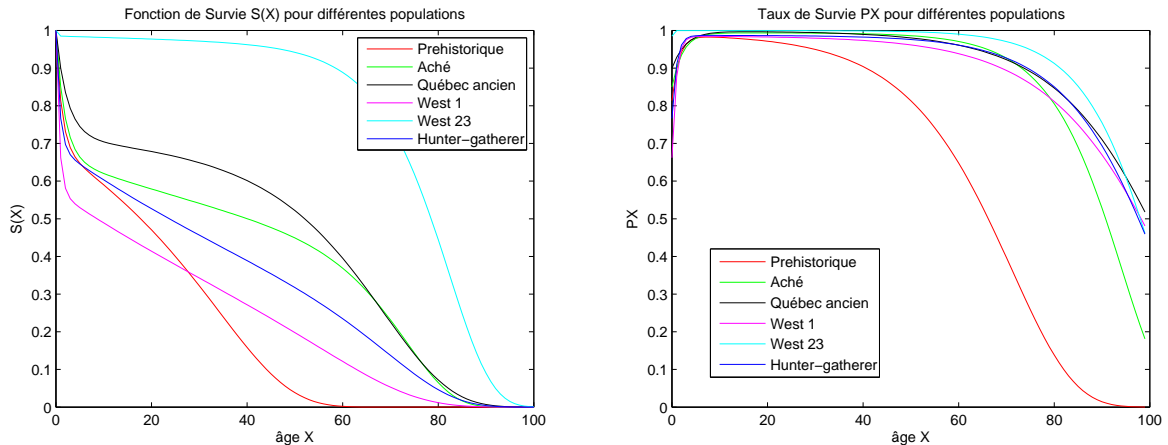


Figure 3: Mortalité ( $S(X)$ ) et Taux de survie ( $P_X$ ) pour les différentes populations

**Graphiques et interprétations** Les courbes de la figure 3 ont toutes à peu près la même forme à cause de la forme générique de  $h(t)$ , cependant des différences subsistent. La courbe bleu ciel (West 23) est typique d'un pays industrialisé: la mortalité infantile est très faible, la quasi totalité de la population atteint un âge avancé puis la mortalité augmente brusquement vers 60 ans. La courbe du Québec Ancien est caractéristique d'une population de période pré-industrielle: la mortalité infantile y est plus élevée et la baisse de la Survie y est moins brutale: les âges de décès s'étalent sur une période plus grande. La

courbe des Achés a une forme très similaire à celle du Québec Ancien à ceci près que la mortalité infantile y est plus grande.

Là encore les courbes du taux de survie figure 3 sont assez caractéristiques. Le taux de transition  $P_X$  est relativement faible aux jeunes âges et augmente rapidement pour atteindre un plateau proche de un, puis diminue brutalement aux âges avancés.

Les auteurs de [10] soulèvent un point très intéressant. On a longtemps considéré que les individus des populations de chasseurs-cueilleurs ne pouvaient pas vivre longtemps en se basant sur les espérances de vie très faibles (aux alentours de 25 ans). Seulement c'est la très forte mortalité infantile (43% des nouveaux-nés n'atteignent pas l'âge de 15 ans) qui abaisse l'espérance de vie. Un individu de 45 ans peut espérer vivre en moyenne 20 ans de plus. Un quart de la population peut espérer devenir grand-parent et le rester pendant 15 ou 20 ans. Ces travaux sont en contradiction avec des articles plus anciens où les auteurs affirmaient que la quasi-totalité des individus n'atteignaient pas cinquante ans.

Nous ferons par la suite des raisonnements plus qualitatifs que quantitatifs. Par conséquent, les valeurs des paramètres nous intéressent dans l'optique de modéliser une population vraisemblable, et non pas d'obtenir des résultats chiffrés. Ainsi nous n'attacherons pas trop d'importance aux valeurs numériques de ces paramètres.

#### 4.4.2 Fécondité

**Fertilité ou fécondité?** La *fertilité* désigne la capacité à procréer (soit le nombre potentiel d'enfants) tandis que la *fécondité* désigne le nombre d'enfants mis au monde.

La fertilité, comme tout caractère phénotypique, résulte de la combinaison de facteurs génétiques et environnementaux comme l'alimentation. C'est elle qui a le plus de sens du point de vue biologique et évolutionnaire mais est très difficile à mesurer car elle représente une qualité *potentielle*. En revanche, la fécondité a été très étudiée et mesurée.

En considérant que les facteurs sociaux (âges de mariage par exemple) peuvent être intégrés dans les facteurs environnementaux, la fécondité devient le phénotype réalisé à partir des gènes impliqués dans la fertilité. C'est cette donnée que nous utiliserons dans notre modèle.

**Modèle de Hadwiger** Beaucoup de modèles ont été proposés pour correspondre aux distributions de fécondité. Nous nous intéressons ici à celle proposée par Hadwiger [7]. La fonction de fécondité de Hadwiger est donnée par:

$$f(x) = \frac{ab}{c} \left(\frac{c}{x}\right)^{3/2} \exp\left(-b^2\left(\frac{c}{x} + \frac{x}{c} - 2\right)\right)$$

Elle est théoriquement définie à tous les âges mais dans notre cas elle l'est pour  $\alpha \leq X \leq \beta + 1$ . On en déduit  $F_X$  par la formule:

$$F_X = \int_X^{X+1} f(x)dx$$

Le paramètre  $c$  est relié à l'âge moyen de maternité,  $b$  quant à lui est relié à la variance de la distribution: un  $b$  grand signifie que la distribution est très piquée autour de sa valeur maximale. Enfin le paramètre  $a$  est relié au nombre total d'enfants.

Dans la mesure où on ne considère ici que les femmes, certaines fonctions de fécondité incluant les deux sexes seront divisées par deux.

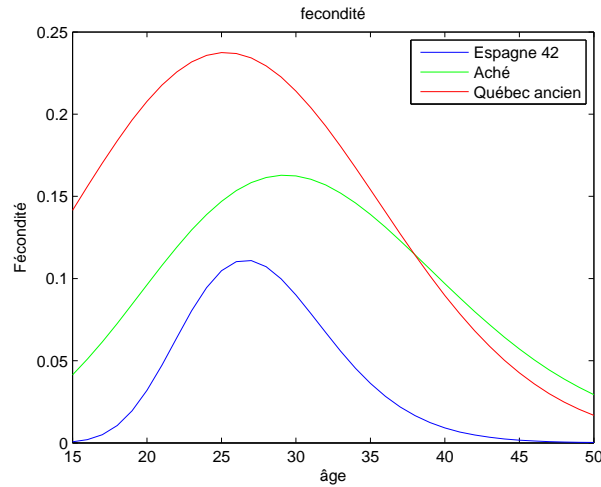


Figure 4: Fonction de fécondité des Achés et du Québec ancien ([3]) et de l'Espagne en 1942 ([9])

Nous pouvons constater sur la figure 4 la fécondité élevée du Québec Ancien (plus de 10 enfants par femme!) qui décroît cependant plus rapidement que celle des Achés.

#### 4.5 Démographie

Nous avons vu d'après (4.2) que la matrice de transition donnait le taux de croissance et la structuration par classes d'âges (la célèbre pyramide des âges en démographie).

Voici quelques valeurs de  $\lambda$  :

- Pour les Achés:  $\lambda = 1.02328$
- Pour le Québec ancien:  $\lambda = 1.047574$

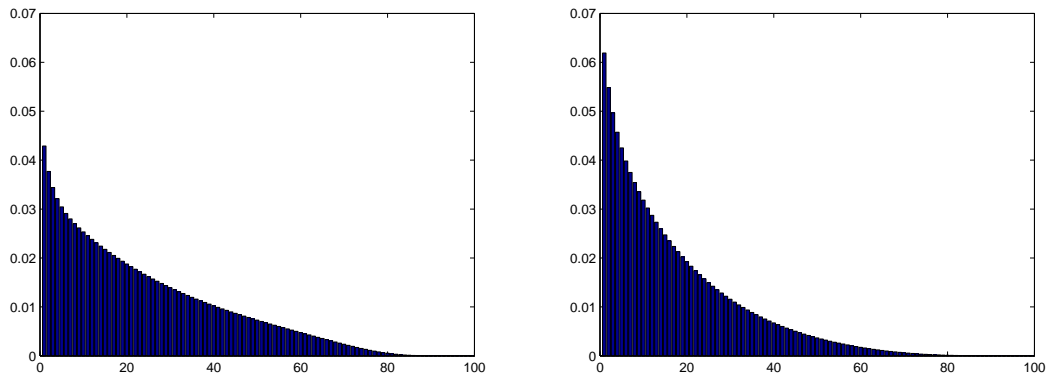


Figure 5: Structure par classes d'âge à l'équilibre pour les Achés (à gauche) et le Québec Ancien (à droite)

On voit sur la figure 5 la différence de pyramide des âges pour une population en forte croissance (Québec à droite) et en croissance plus faible (Achés à gauche). Plus une population croît rapidement, plus la proportion de juvéniles relative à celle des adultes est importante. On voit par exemple que dans le cas de la population du Québec Ancien, 6% de la population a moins d'un an. La population du Québec croît très rapidement : 4.75% de croissance par an signifie que la population double en à peine 15 ans!

## 4.6 Analyse des perturbations

**Introduction** Le but de l'analyse des perturbations est de voir comment va varier le taux de croissance lorsque l'on perturbe certains paramètres du modèle. Elle peut être utilisée pour:

- Prévoir l'effet de changements de conditions environnementales ou des politiques de conservation sur la dynamique des populations. Elle permet par exemple de répondre à des questions comme "Est-il plus efficace pour la conservation de l'espèce de protéger les juvéniles ou de réintroduire des adultes?".
- Estimer la force de la sélection naturelle. En effet le taux de croissance de la population  $\lambda$  peut être vu comme une valeur de fitness. Les analyses de perturbation permettent d'estimer l'impact sur le  $\lambda$  d'un changement d'un paramètre démographique âge-spécifique. Elle peut donc être considérée comme une mesure de la force de la sélection naturelle sur ce paramètre. Par exemple, une augmentation de la fécondité à 25 ans tendra à augmenter le  $\lambda$  de façon plus importante qu'une augmentation de la fécondité à 40 ans. La sélection naturelle favorisera donc plus facilement un allèle augmentant la fécondité à 25 ans qu'à 40.

Nous nous intéresserons ici à l'analyse des perturbations dans le second cas.

**Définitions** Soit  $P$  un paramètre du modèle.

La *sensitivité* du taux de croissance  $\lambda$  par rapport à  $P$  est donnée par:

$$S_P = \frac{\partial \lambda}{\partial P}$$

L'*élasticité* de  $\lambda$  par rapport à  $P$  est quant à elle donnée par:

$$E_P = \frac{\partial \ln \lambda}{\partial \ln P} = \frac{P}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial P} = \frac{P}{\lambda} S_P \quad (6)$$

**Calcul** On a:

$$S_P = \frac{\partial \lambda}{\partial P} = \sum_{i,j} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{i,j}} \frac{\partial a_{i,j}}{\partial P} \quad (7)$$

où les  $a_{i,j}$  sont les éléments de la matrice de projection.

Or les  $\frac{\partial a_{i,j}}{\partial P}$  sont données par la formule [1]:

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{i,j}} = \frac{\bar{v}_i w_j}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle} = \mathbf{S}_{i,j}$$

où  $\mathbf{S} = \frac{\mathbf{v}^t \mathbf{w}}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle}$  est appelée la *matrice de sensibilité*.  $\mathbf{w}$  est le vecteur propre à droite associé à  $\lambda$  ou vecteur de structuration par classes d'âges et  $\mathbf{v}$  est le vecteur propre à gauche associé à  $\lambda$  ou valeur reproductive.

Donc on a finalement:

$$S_P = \sum_{i,j} \frac{\partial a_{i,j}}{\partial P} \mathbf{S}_{i,j}$$

Les élasticités se déduisent alors directement des sensibilités par la formule (6).

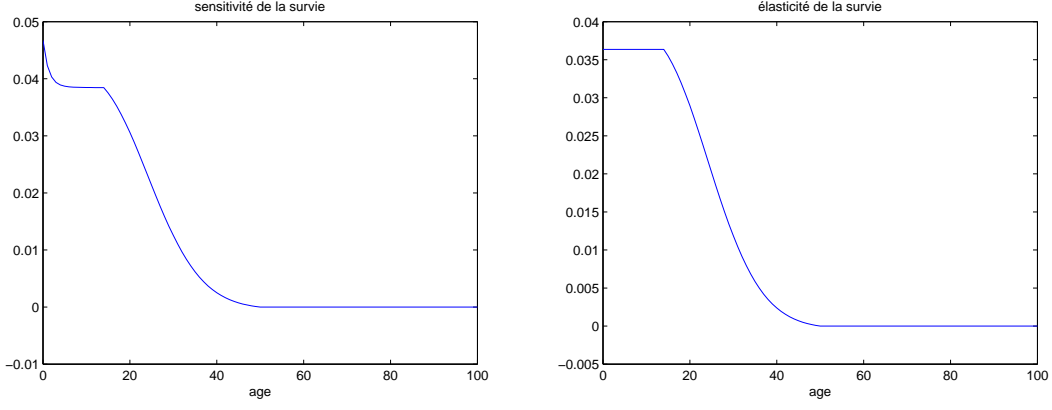


Figure 6: Sensitivité et Elasticité de la Survie dans le modèle de référence

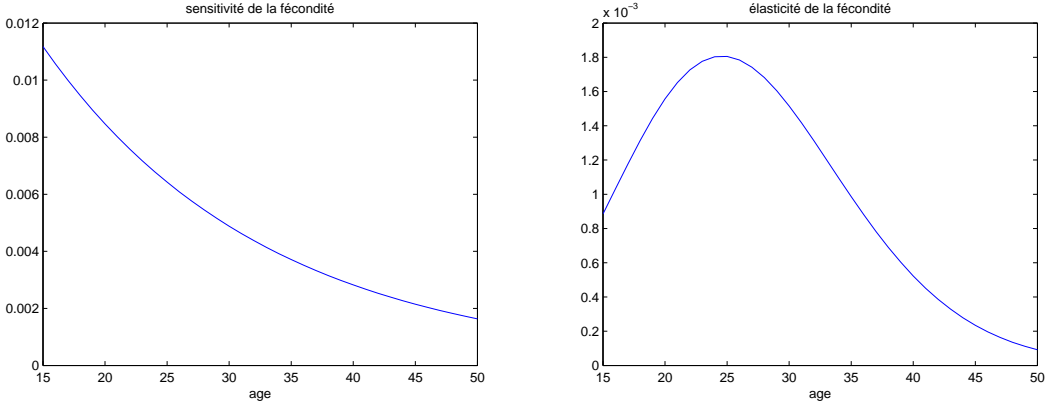


Figure 7: Sensitivité et Elasticité de la Fécondité dans le modèle de référence

**Valeurs et interprétations** Comme on peut le voir sur la figure 6, l'élasticité et la sensibilité de la Survie sont des fonctions décroissantes (elles présentent des formes similaires à l'exception du plateau aux âges juvéniles présent uniquement pour l'élasticité). Cela signifie que la "contribution" de  $P_X$  à  $\lambda$  diminue avec  $X$ : il est toujours plus intéressant aux jeunes âges pour avoir un taux de croissance important. Cette contibution est par ailleurs nulle si  $X > \beta$ , du fait que les individus ayant atteint la ménopause ne se reproduisent plus. La survie après la ménopause n'influence donc plus le taux de croissance. Pour expliquer le plateau aux âges juvéniles de l'élasticité, il est important de remarquer que la valeur qui compte pour  $\lambda$  parmi les paramètres des juvéniles est la probabilité d'atteindre l'âge adulte  $S(\alpha) = \prod_{i=0}^{\alpha-1} P_i$ . En effet cela revient au même de prendre  $P_i = 1 \forall i < \alpha - 1$  et  $P_\alpha = S(\alpha)$  car si les individus ne passent pas à l'âge adulte ils ne contribuent pas à  $\lambda$ . Alors comme  $\ln S(\alpha) = \sum_{i=0}^{\alpha-1} \ln P_i$ ,  $E_{P_i} = \frac{\partial \ln \lambda}{\partial \ln P_i} = \frac{\partial \ln \lambda}{\partial \ln S(\alpha)} \frac{\partial \ln S(\alpha)}{\partial \ln P_i} = \frac{\partial \ln \lambda}{\partial \ln S(\alpha)}$  qui est bien indépendant de  $i$ .

En ce qui concerne la fécondité, les courbes de sensibilité et d'élasticité n'ont pas la même forme comme on peut le voir sur la figure 7. La courbe d'élasticité est "modélée" par la courbe de fécondité, et atteint un maximum vers le pic de fécondité, tandis que la courbe de sensibilité est strictement décroissante.

Les courbes d'élasticité et de sensibilité de survie sont à l'origine des deux principales hypothèses évolutives du vieillissement. La force de la sélection contre les allèles délétères (diminuant le taux de survie) diminue avec l'âge d'où l'*accumulation de mutations délétères* ([14]). De plus, de petits effets aux jeunes âges peuvent compenser de gros effets délétères aux âges avancés, c'est la *pléiotropie antagoniste* ([16]).

**Elasticité ou Sensitivité?** La sensibilité par sa définition paraît plus naturelle, il s’agit tout simplement de la dérivée partielle du taux de croissance par rapport au paramètre. Dans la définition de l’élasticité il y a une sorte de renormalisation, les perturbations ne sont pas absolues, mais proportionnelles. Ainsi la question “que se passe-t-il si j’augmente la survie de 0.01?” devient “que se passe-t-il si j’augmente la survie de 1%?”. Il est difficile de savoir si l’évolution opère des changements absolus ou proportionnels et la question a été très débattue. Nous utiliserons par la suite les élasticités, car elles nous permettront d’avoir des résultats plus lisibles, notamment grâce au fait que la situation des juvéniles se résume à la valeur de  $S(\alpha)$ .

## 5 Modèle incorporant un investissement maternel (BOMS)

Dans cette partie, nous allons adapter le modèle de Leslie pour conditionner la survie d’un enfant à la survie de sa mère. Ainsi un orphelin aura moins de chance de survivre qu’un enfant dont la mère est vivante. Nous appelons ce modèle BOMS pour *bet on the mother survival* comme dans [4].

Dans tout ce qui suit (parties 6 et 7 également), nous nous plaçons dans une perspective plutôt *évolutive*. Par conséquent nous n’utiliserons pas des valeurs des paramètres  $P_X$  et  $F_X$  correspondant à des populations modernes ayant achevé leur transition démographique comme les nôtres (disposant de soins médicaux et de contraception), mais des paramètres correspondants à des populations telles qu’elles pouvaient l’être durant la préhistoire (mortalité et fécondité assez élevée), c’est-à-dire des données démographiques de populations de chasseur-cueilleurs.

### 5.1 Mise en forme matricielle

Pour les enfants d’âge  $0 \leq X \leq \alpha$ , on distingue à présent le taux de survie des orphelins,  $\tilde{P}_X$  plus faible que celui des non orphelins  $P_X$ . On pourrait penser qu’il suffit alors pour appliquer le modèle matriciel de considérer deux classes d’enfants: les orphelins et les non orphelins. Mais ce n’est pas le cas. Prenons un exemple simple: ma mère m’a mis au monde à l’âge  $\alpha$ , elle est toujours vivante et j’ai 5 ans (elle a donc  $\alpha + 5$  ans). L’année prochaine, ma mère aura survécu avec la probabilité  $P_{\alpha+5}$  et sera décédée avec la probabilité  $1 - P_{\alpha+5}$ . Ainsi, l’année prochaine (on considère pour simplifier que la mort éventuelle de ma mère se produit en début d’année), je serais un orphelin vivant avec probabilité  $(1 - P_{\alpha+5})\tilde{P}_5$ , un enfant dont la mère est vivante avec probabilité  $P_{\alpha+5}P_5$  et mort sinon.

Pour calculer les taux de transition de l’état orphelin à l’état non orphelin, il est donc nécessaire de considérer l’âge de la mère à la naissance de l’enfant. Nous n’avons donc non pas deux classes d’enfants mais  $1 + (\beta - \alpha + 1)$ : les orphelins et ceux dont la mère avait  $i$  ans à leur naissance, avec  $\alpha \leq i \leq \beta$ .

Rappelons que le modèle est déterministe: nous parlons de probabilités uniquement pour calculer les taux de transition. Dans le modèle, lorsqu’un enfant “devient” orphelin, ce n’est pas parce que l’événement aléatoire “sa mère décède” s’est produit mais parce qu’il fait partie de la proportion des enfants de tel âge ayant une mère de tel âge qui chaque année deviennent orphelins. C’est cette proportion qui est calculée à l’aide de probabilités. Pour que la modélisation soit correcte, il faut donc que le nombre d’individus dans la population soit important pour pouvoir négliger les perturbations stochastiques.

Le vecteur de population est

$$\mathbf{n} = \begin{pmatrix} \tilde{\mathbf{n}} \\ \mathbf{n}_\alpha \\ \vdots \\ \mathbf{n}_\beta \\ \mathbf{m} \end{pmatrix} \quad (8)$$

de taille  $N = ((\beta - \alpha + 2)(\alpha - 1) + \omega - \alpha + 1)$ . Avec  $\alpha = 15$ ,  $\beta = 50$  et  $\omega = 100$ ,  $N = 604$ .

$$\bullet \tilde{\mathbf{n}} = \begin{pmatrix} \tilde{n}_1 \\ \vdots \\ \tilde{n}_{\alpha-1} \end{pmatrix} \text{ est le sous-vecteur des enfants orphelins (âgés de } 0 \text{ à } \alpha - 1 \text{ ans)}$$

- $\mathbf{n}_i = \begin{pmatrix} n_{1,i} \\ \vdots \\ n_{\alpha-1,i} \end{pmatrix}$  celui des enfants dont la mère (toujours vivante) avait  $i$  ans à leur naissance
- $\mathbf{m} = \begin{pmatrix} n_\alpha \\ \vdots \\ n_\omega \end{pmatrix}$  celui des adultes.

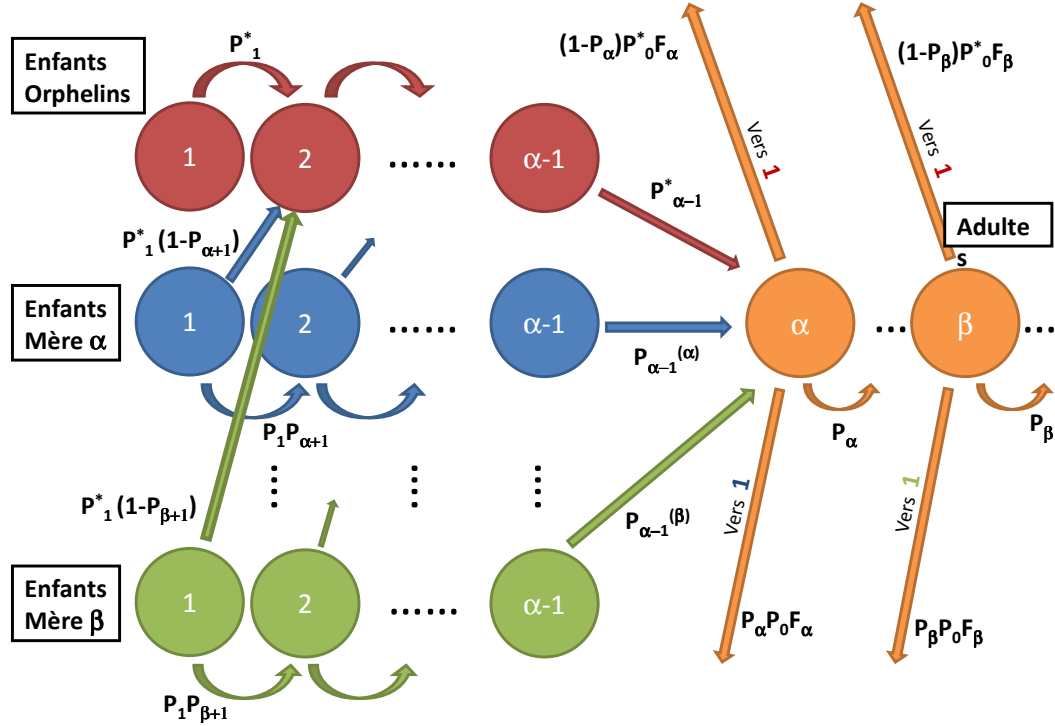


Figure 8: Cycle de vie du modèle BOMS (les  $\tilde{P}_X$  ont été remplacés par  $P_X^*$  et  $P_{\alpha-1}^{(i)} = P_{\alpha-1}P_{\alpha-1+i} + \tilde{P}_{\alpha-1}(1 - P_{\alpha-1+i})$ )

La disposition des catégories de la population dans le vecteur est un choix arbitraire permettant de simplifier l'expression de la matrice.

Celle-ci est alors par blocs:

$$M = \begin{pmatrix} \tilde{\mathbf{A}} & \mathbf{D}_\alpha & \cdots & \cdots & \mathbf{D}_\beta & \tilde{\mathbf{D}} \\ 0 & \mathbf{A}_\alpha & 0 & \cdots & 0 & \mathbf{C}_\alpha \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & 0 & \vdots \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & \mathbf{A}_\beta & \mathbf{C}_\beta \\ \tilde{\mathbf{E}} & \mathbf{E}_\alpha & \cdots & \cdots & \mathbf{E}_\beta & \mathbf{B} \end{pmatrix} \quad (9)$$



- $\tilde{\mathbf{A}} = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ \tilde{P}_1 & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & \tilde{P}_{\alpha-2} & 0 \end{pmatrix}$  est la matrice de transition interne aux orphelins.

- $\tilde{\mathbf{D}} = \begin{pmatrix} \tilde{P}_0 F_\alpha (1 - P_\alpha) & \cdots & \tilde{P}_0 F_\beta (1 - P_\beta) & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & \vdots & & \vdots \\ \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$  est la matrice de transition des adultes vers les orphelins (cela correspond à une naissance suivie d'une mort rapide de la mère).

- $\tilde{\mathbf{E}} = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & P_{\alpha-1} \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ \vdots & & & \vdots \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 \end{pmatrix}$  est la matrice de transition des orphelins vers les adultes (elle marque le passage à l'âge adulte d'un orphelin)

- $\mathbf{B} = \begin{pmatrix} 0 & & & & & \\ P_{\alpha+1} & \ddots & & & & \\ & \ddots & \ddots & & & \\ & & P_\beta & \ddots & & \\ & & & P_{\beta+1} & 0 & \\ & & & & \ddots & \ddots \\ & & & & & P_{\omega-1} & 0 \end{pmatrix}$  est la matrice de transition interne aux adultes.

Pour  $\alpha \leq i \leq \beta$ ,

- $\mathbf{A}_i = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ P_1 P_{i+1} & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & P_{\alpha-2} P_{i+\alpha-2} & 0 \end{pmatrix}$  est la matrice de transition interne aux enfants ayant leur mère d'âge  $i$  à leur naissance.

- $\mathbf{D}_i = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ \tilde{P}_1 (1 - P_{i+1}) & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & \tilde{P}_{\alpha-2} (1 - P_{i+\alpha-2}) & 0 \end{pmatrix}$  est la matrice de transition des enfants ayant leur mère d'âge  $i$  à leur naissance vers les enfants orphelins (lorsqu'un enfant perd sa mère).

- $\mathbf{C}_i = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & P_i P_0 F_i & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & & \cdots & & 0 & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ \vdots & & & & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & & \cdots & & 0 & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$  est la matrice de transition des adultes vers les enfants de mère d'âge  $i$  à leur naissance (le seul élément non nul étant en colonne  $i - \alpha + 1$ ). Cela correspond aux naissances.

- $\mathbf{E}_i = \begin{pmatrix} 0 \cdots & 0 & P_{\alpha-1} P_{i+\alpha-1} + \tilde{P}_{\alpha-1} (1 - P_{i+\alpha-1}) \\ 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$  est la matrice de transition des enfants de mère d'âge  $i$  à leur naissance vers les adultes (passage à l'âge adulte).

Les matrices  $\tilde{\mathbf{A}}$ ,  $\mathbf{A}_i$ ,  $\mathbf{D}_i$  sont de dimension  $(\alpha - 1) \times (\alpha - 1)$ ,  $\tilde{\mathbf{E}}$  et  $\mathbf{E}_i$  de dimension  $(\omega - \alpha + 1) \times (\alpha - 1)$ ,  $\tilde{\mathbf{D}}$  et  $\mathbf{D}_i$  de dimension  $(\alpha - 1) \times (\omega - \alpha + 1)$ , et  $\mathbf{B}$  de dimensions  $(\omega - \alpha + 1) \times (\omega - \alpha + 1)$ .

## 5.2 Paramétrisation de la survie des orphelins

Nous avons vu précédemment que nous voulions distinguer la survie des enfants orphelins  $\tilde{P}_X$  de celle des enfants ayant encore leur mère  $P_X$ . Il est donc important de savoir de quelle nature sera cette différence.

On note  $\alpha_0$ , l'âge "d'indépendance" vis-à-vis de ses parents, c'est à dire l'âge à partir duquel la survie d'un enfant devient indépendante de la survie de sa mère. On aura toujours  $\alpha_0 \leq \alpha$  (on rappelle que  $\alpha$  est l'âge de première reproduction). Notons également  $RR_0 = \frac{\tilde{h}(0)}{h(0)}$  le *risque relatif de décès à la naissance*, où  $h$  est la fonction de risque de mortalité décrite partie 7.  $RR_0 = 2$  signifie à peu de choses près qu'un orphelin a deux fois plus de risque de décéder dans les instants qui suivent sa naissance qu'un enfant ayant sa mère encore en vie. On aimerait exprimer  $\tilde{P}_X$  comme un fonction des deux seuls paramètres  $RR_0$  et  $\alpha_0$ . Pour cela on modifie la formule (3) à l'aide de deux paramètres  $A$  et  $B$  (modèle "accelerated failure time" très développé dans la littérature) de la façon suivante:

$$\begin{cases} \tilde{h}(t) = h_{A,B}(t) = a_1 e^{-b_1(At-B)} + a_2 + a_3 e^{b_3 t} & t \leq \alpha_0 \\ \tilde{h}(t) = h(t) & t \geq \alpha_0 \end{cases}$$

La résolution du système  $\begin{cases} \frac{\tilde{h}(0)}{h(0)} = RR_0 \\ \frac{\tilde{h}(\alpha_0)}{h(\alpha_0)} = 1 \end{cases}$  donne immédiatement les deux paramètres  $A$  et  $B$ .

Lorsque la mère décède et que le juvénile est livré à lui-même, il a un risque très élevé de décéder à son tour, surtout lorsqu'il est jeune. Cependant, d'autres membres de la famille peuvent le prendre en charge, c'est ce que l'on appelle l'*allocare*. En prenant des valeurs de  $RR_0$  appropriées (pas trop élevées), nous prenons en compte cet allocare. Son effet sur la force de la sélection sur la survie et la fertilité à chaque âge sera discuté plus en détail dans les parties 6 et 7.

On peut calculer la probabilité d'atteindre l'âge  $\alpha$  en fonction de l'âge de l'enfant  $x$  lors du décès de sa mère (visible figure 9):

$$\mathbb{P}_{RR_0, \alpha_0}(x) = S(x) \frac{\tilde{S}(\alpha)}{\tilde{S}(x)}$$

où on rappelle que  $S(X)$  est la probabilité d'atteindre l'âge  $X$ .

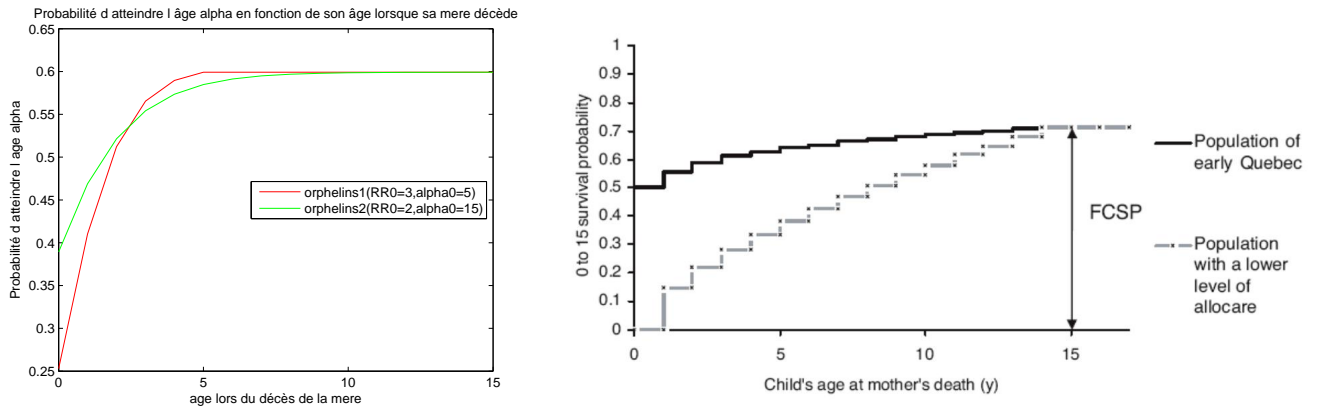


Figure 9: Probabilité d'atteindre l'âge  $\alpha$  en fonction de l'âge de l'enfant lors du décès de sa mère dans notre modèle (gauche) et dans la population du Québec Ancien (droite, courbe noire [4]).

La forme de la courbe figure 9 (gauche) est assez proche de celle issue de données réelles (droite), ce qui valide notre modèle et nous permet de choisir des valeurs cohérentes pour  $RR_0$ . Dans notre population,

seuls 60% des nouveaux-nés parviennent à l'âge de première reproduction (si leur mère ne décède pas pendant leur enfance). Dans le cas  $\begin{cases} RR_0 = 2 \\ \alpha_0 = 15 \end{cases}$ , seuls 39% des orphelins de naissance parviennent à l'âge  $\alpha$ . Dans le cas  $\begin{cases} RR_0 = 3 \\ \alpha_0 = 5 \end{cases}$ , on vérifie qu'un enfant perdant sa mère à l'âge de 10 ans a autant de chances d'atteindre l'âge  $\alpha$  qu'un enfant non orphelin.

**Remarque: calcul des sensibilités** Nous avons désormais deux taux de survie pour les juvéniles: celui des orphelins  $\tilde{P}_x$  et celui des non orphelins  $P_x$ . La sensibilité ne peut plus se calculer simplement à l'aide de la formule 7 mais devient:

$$(S_{P_x})_{tot} = \frac{\partial \lambda}{\partial P_x} + \frac{\partial \lambda}{\partial \tilde{P}_x} = \sum_{i,j} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{i,j}} \left( \frac{\partial a_{i,j}}{\partial P_x} + \frac{\partial a_{i,j}}{\partial \tilde{P}_x} \right)$$

### 5.3 Démographie

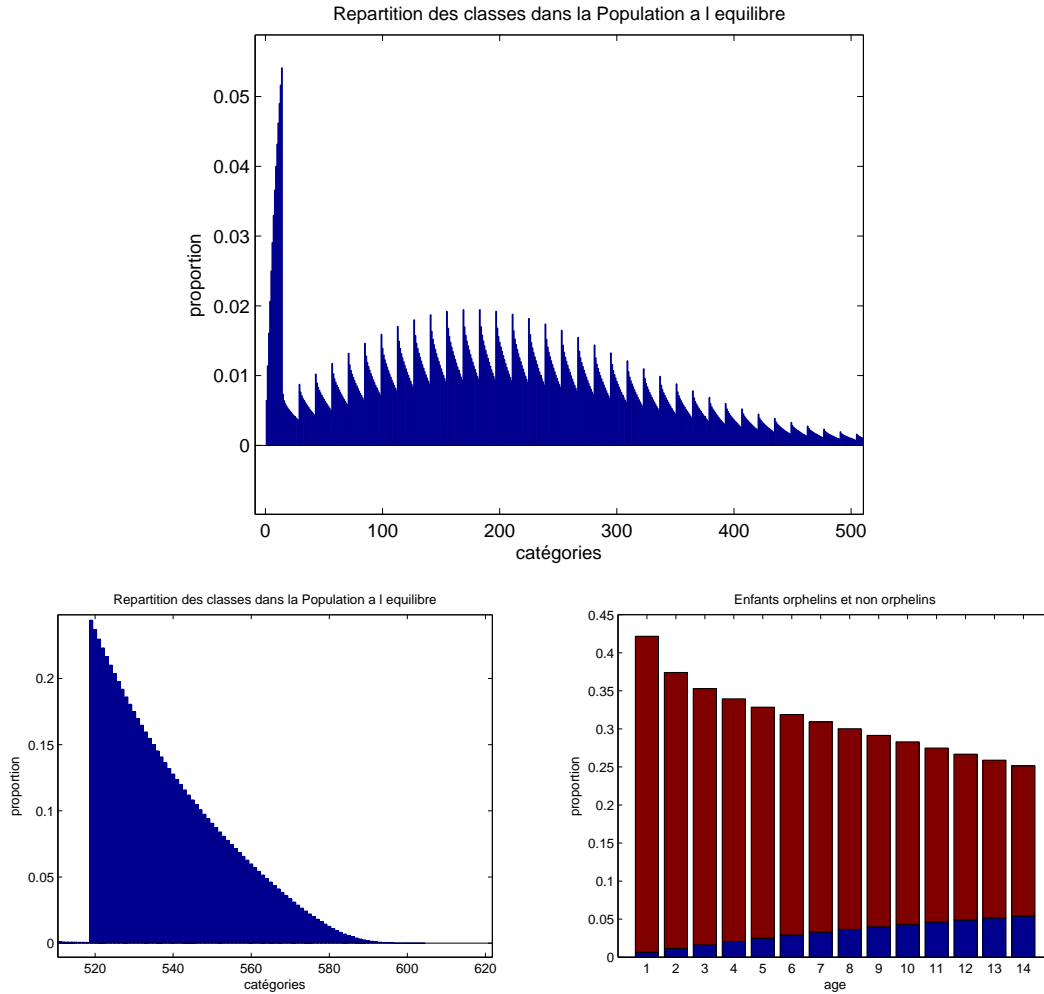


Figure 10: Structure par classes à l'équilibre des différentes catégories d'enfants (haut), et d'adultes (bas gauche). En bas à droite, la population juvénile à l'équilibre (la fraction bleue représente les orphelins). Les valeurs des paramètres sont  $RR_0 = 3$  et  $\alpha_0 = 15$ .

La figure donnant les différentes proportions des catégories d'enfants dans la population à l'équilibre (figure 10 haut) n'est pas évidente à lire à première vue. Les  $(\alpha - 1) = 14$  premiers bâtons représentent

les orphelins âgés de 1 à  $(\alpha - 1)$  ans. Ensuite les  $(\alpha - 1) \times (\beta - \alpha + 1)$  bâtons restants représentent les proportions des enfants ayant  $i$  ans dont la mère (toujours vivante) avait  $j$  ans à leur naissance. Par exemple de l’abscisse 15 à 29 ce sont les enfants dont la mère avait  $\alpha$  ans à leur naissance et aux alentours de l’abscisse 200 ceux dont la mère en avait 23 ans. On voit que la même structure de  $\alpha - 1$  bâtons, représentant des enfants d’âge 1 à  $(\alpha - 1)$ , se répète, modelée par la courbe de fécondité (cf figure 4). Il y a plus d’enfants dont la mère avait 25 ans à leur naissance que d’enfants dont la mère en avait 45.

On pourrait penser que, la mortalité des adultes n’étant soumise à aucun paramètre dans la modélisation, la structure par classe d’âges des adultes (figure du centre) reste inchangée quelque soit les valeurs de  $RR_0$  ou  $\alpha_0$ . Ce n’est pas le cas parce que le vecteur de structuration par catégories donne la répartition des catégories de populations à l’équilibre, et donc les effectifs des catégories d’âge des enfants à un instant donné influent sur ceux des adultes plus tard par renouvellement de générations.

Si la proportion d’orphelins augmente forcément avec l’âge, il n’est pas évident a priori de savoir quel sera la dynamique du *nombre* d’orphelins en fonction de l’âge, car deux effets s’opposent. D’une part la mortalité (supérieure de surcroît à la mortalité des non orphelins) fait diminuer leur nombre. D’autre part, il y a un afflux provenant des enfants non orphelins qui perdent leur mère. On voit sur la figure 10 (histogramme en bas à droite en bleu) que le deuxième effet l’emporte sur le premier et qu’il y a de plus en plus d’orphelins à mesure qu’on avance en âge.

En sommant correctement les valeurs des différentes catégories, on peut obtenir une pyramide des âges “classique” comparable à celle du modèle de Leslie. En prenant  $RR_0 = 1$  et  $\alpha_0 = \alpha$  on retombe exactement sur la pyramide des âges du modèle de Leslie (et on trouve également le même  $\lambda$ ), ce qui confirme notre modèle.

## 5.4 Scenarios évolutionnaires

**Méthode** Selon l’hypothèse de la prématuration, un à deux millions d’années avant notre ère, l’augmentation du volume crânien des nouveaux-nés (allant de pair avec l’augmentation du volume encéphalique des individus du genre homo) se serait trouvé contraint par l’étroitesse du canal pelvien de leurs mères. En conséquence, les nouveaux-nés seraient nés de plus en plus prématurés, et donc de plus en plus altriciaux. Nous voulons étudier l’impact de ce changement sur les traits d’histoire de vie de notre espèce, soit comment l’augmentation de l’altricialité des enfants modifie les pressions de sélection sur la survie et la fertilité à chaque âge.

Dans notre modèle, nous envisagerons deux manières d’augmenter l’altricialité des enfants. La première est d’augmenter la valeur de  $RR_0$ : les enfants orphelins ont alors une survie moins bonne, signe qu’ils sont plus dépendants de soins maternels. La deuxième est d’augmenter  $\alpha_0$ , c’est à dire la durée pendant laquelle le juvénile nécessite des soins maternels.

Nous avons vu précédemment que le calcul de l’élasticité des paramètres donnait une mesure de la force que la sélection naturelle exerce sur ces paramètres. La *différence* des élasticités de survie et de fécondité calculés pour des enfants peu altriciaux d’une part ( $RR_0 = 2$ ) et des enfants plus altriciaux d’autre part ( $RR_0 = 4$ ), nous informe sur la modification des forces de la sélection naturelle sur la survie et la fertilité à chaque âge suite à une augmentation de l’altricialité des enfants.

Cependant une augmentation de l’altricialité des enfants va:

- diminuer la survie moyenne des enfants (car la survie des orphelins diminue et celle des non orphelins reste identique).
- rendre la survie des enfants d’autant plus conditionnelle à la survie de leur mère.

Le premier effet va modifier la force de la sélection naturelle sur la survie et la fertilité des adultes (phénomène connu et largement étudié dans la littérature). Nous sommes ici particulièrement intéressés à mieux comprendre comment le deuxième effet va modifier la force de la sélection. Nous devons donc essayer de supprimer le premier effet tout en gardant le deuxième.

Nous avons vu précédemment que la seule donnée pertinente concernant les enfants dans le modèle de Leslie est la proportion d’enfants atteignant l’âge adulte  $S(\alpha)$ . Si  $S(\alpha)$  reste inchangé avant et après l’augmentation de l’altricialité des enfants, nous n’aurons pas de modifications des forces de la sélection naturelle résultant d’une modification de la survie moyenne. Une solution est d’à la fois baisser le taux de survie des orphelins et augmenter celui des non orphelins de telle sorte que la *proportion des enfants atteignant l’âge adulte reste inchangée*. Ce n’est pas un problème trivial puisque cela revient à résoudre

une équation implicite. Le raisonnement par dichotomie permettant sa résolution est expliqué en annexe 10.4.

Pour vérifier que les modifications des pressions de la sélection que l'on calcule sont uniquement dues à la corrélation entre la survie des mères et celles de leur enfants, on compare les différences d'élasticités calculées avec le modèle BOMS avec celle calculées avec le modèle de Leslie. Pour cela nous remplaçons dans ce dernier les taux de survie  $P_X$  les taux de survie *moyens*  $\hat{P}_X = w_X \tilde{P}_X + (1 - w_X)P_X$  où  $w_X$  est la proportion d'orphelins calculée à partir du modèle BOMS. Puis nous calculons les élasticités de survie et de fécondité (qui sont notées  $EpR$  ou  $EfR$ ) de la même façon que dans la partie 4.6. Nous pouvons voir sur la figure 11 que la différence des élasticités est effectivement nulle.

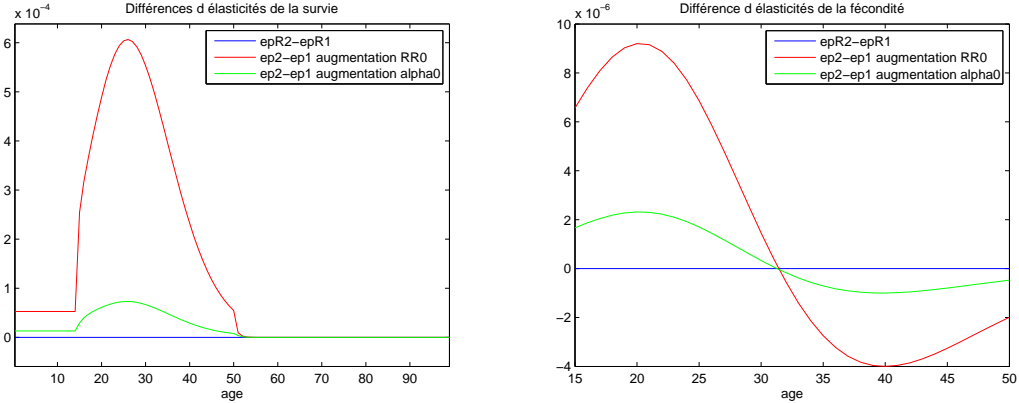


Figure 11: Différence d'élasticité de la survie et de la fécondité lorsque  $RR_0$  passe de 2 à 4 et lorsque  $\alpha_0$  passe de 5 à 15 ans.

**Résultats:** Sur la figure (11), nous pouvons voir qu'une modification de  $RR_0$  et  $\alpha_0$  rendant les enfants plus altriciaux change la force de la sélection naturelle sur la survie et la fertilité à chaque âge. Ces changements sont de même forme mais n'ont pas la même intensité: une augmentation de  $RR_0$  entraîne un changement d'élasticité d'amplitude plus importante qu'une augmentation de  $\alpha_0$ . Ceci est dû en partie à la modélisation de la survie des orphelins que nous avons prise.

Ce changement entraîne une plus forte sélection sur la survie dans la période reproductive (entre  $\alpha$  et  $\beta$  ans). En effet si les enfants sont plus altriciaux, le décès de la mère lorsqu'elle a son enfant en bas âge est plus compromettant pour la survie du juvénile, et il devient alors plus important de survivre durant cette période. Nous pouvons également remarquer que l'élasticité de la survie, quoique d'amplitude très faible, est non nulle même après l'âge  $\beta$  (pour  $X \leq \beta + \alpha$ ) contrairement au modèle de Leslie. En effet les femmes post-ménopausées contribuent à la survie de leurs enfants, et donc ont un impact sur le taux de croissance.

Enfin une augmentation de l'altricialité favorise également la fécondité précoce au détriment de la fécondité aux âges avancés, car faire des enfants tardivement devient moins efficace pour transmettre ses gènes: la mère a plus de risques de mourir, laissant l'enfant orphelin et compromettant ainsi sa survie.

Nous retrouvons ainsi les résultats de Pavard et al ([5]): l'augmentation de l'altricialité des enfants augmente la survie à tous les âges ainsi que la fécondité au pic de la vie reproductive et fait diminuer la fécondité aux âges avancés.

## 6 Modèle incorporant un investissement maternel et grand-maternel (BOGMS)

Les femmes ont une fertilité plus élevée et des intervalles intergénésiques plus courts que les autres primates (3 ans pour l'humain contre 4 à 5 pour le chimpanzé). En conséquence, la femme doit souvent s'occuper de plusieurs enfants en même temps. La plupart des anthropologues évolutionnaires

s'accordent à dire qu'un tel fardeau est trop lourd à porter pour une seule personne et que d'autres apparentés doivent nécessairement partager le coût de l'élevage des enfants. Quel apparenté a le rôle le plus important? Cela dépend des sociétés mais beaucoup d'études montrent que la grand-mère maternelle a autant d'importance, si ce n'est plus, que le père lui-même ([8]). Le rôle de la grand-mère a été beaucoup débattu dans la littérature et nous pouvons le relier à la problématique de la ménopause: à un moment donné de sa vie, la femme s'arrête de procréer et s'occupe de ses enfants et de ceux de ses filles.

Ce sont ces questions que nous allons étudier dans ce modèle où nous prenons en compte les grand-mères maternelles. Le modèle s'appelle BOGMS pour *bet on the grandmother survival*.

## 6.1 Mise en forme matricielle

Notons par les indices:

- (0,0) les enfants n'ayant ni leur mère ni leur grand-mère.
- (1,0) les enfants ayant leur mère mais pas leur grand-mère.
- (0,1) les enfants n'ayant pas leur mère mais ayant leur grand-mère.
- (1,1) les enfants qui ont leur mère et leur grand-mère

Pour savoir si un enfant a sa grand-mère en vie il est nécessaire de savoir si sa mère est orpheline ou non. Par conséquent il y a deux "types" d'adultes: les orphelins et les non orphelins, que nous notons par les indices (0) et (1). Le vecteur de population devient:

$$N = \begin{pmatrix} \mathbf{Enfants}_{(0,0)} \\ \mathbf{Enfants}_{(1,0)} \\ \mathbf{Enfants}_{(0,1)} \\ \mathbf{Enfants}_{(1,1)} \\ \mathbf{Adultes}_{(0)} \\ \mathbf{Adultes}_{(1)} \end{pmatrix}$$

On rappelle que  $\alpha, \beta$  et  $\omega$  sont respectivement les âges de première reproduction, de ménopause et de fin de vie. Par conséquent il y a  $(\alpha - 1)$  âges possibles pour les enfants et  $(\omega - \alpha + 1)$  pour les adultes ainsi que  $(\beta - \alpha + 1)$  âges reproductifs possibles. Une grand-mère peut être âgée de  $(\alpha + \alpha)$  à  $(\beta + \beta)$  ans à la naissance de son petit-fils soit  $(2\beta - 2\alpha + 1)$  cas possibles. Enfin pour les enfants ayant leur mère et leur grand-mère, il y a  $(\beta - \alpha + 1)$  âges reproductifs possibles pour la mère et autant pour la grand-mère, soit  $(\beta - \alpha + 1)^2$  cas possibles.

Pour donner un ordre de grandeur, avec 15, 50 et 100 pour valeurs respectives de  $\alpha, \beta$  et  $\omega$ , la matrice a pour taille  $22838 \times 22838$ .

Certaines catégories de population ne peuvent pas exister: par exemple un enfant de 5 ans ne peut pas avoir sa grand-mère vivante si elle avait  $(\beta + \beta)$  à sa naissance car elle devrait avoir alors plus de  $\omega = 100$  ans. Nous avons pris le parti de garder toutes les catégories de populations (en fixant  $P_X$  à 0 dès que  $X > \omega$  et en gardant les formules identiques), quitte à ce qu'il y ait des catégories vides, plutôt que d'essayer de ne garder que les catégories réalisables car cela compliquait grandement l'écriture de la matrice.

On note  $P_X^{(0,0)}, P_X^{(1,0)}, P_X^{(0,1)}$  et  $P_X^{(1,1)}$  les taux de survie pour les enfants correspondants aux différentes situations ainsi que  $P_X^{(0)}, P_X^{(1)}, F_X^{(0)}$  et  $F_X^{(1)}$  les taux de survie et de fécondité pour les adultes. Les différences entre les taux de survie sera discutée par la suite.

La matrice de projection est de la forme:

$$M = \begin{pmatrix} A^{(0,0)} & D^{(1,0) \rightarrow (0,0)} & D^{(0,1) \rightarrow (0,0)} & D^{(1,1) \rightarrow (0,0)} & G^{(0,0)} & C^{(0,0)} \\ 0 & A^{(1,0)} & 0 & D^{(1,1) \rightarrow (1,0)} & G^{(1,0)} & C^{(1,0)} \\ 0 & 0 & A^{(0,1)} & D^{(1,1) \rightarrow (0,1)} & 0 & C^{(0,1)} \\ 0 & 0 & 0 & A^{(1,1)} & 0 & C^{(1,1)} \\ E^{(0,0)} & E^{(1,0)} & E^{(0,1)} & E^{(1,1)} & B^{(0)} & H \\ 0 & F^{(1,0)} & 0 & F^{(1,1)} & 0 & B^{(1)} \end{pmatrix}$$

Avec:

- $A^{(0,0)}$ ,  $A^{(0,0)}$ ,  $A^{(0,0)}$ ,  $A^{(0,0)}$ ,  $B^{(0)}$  et  $B^{(1)}$  les matrices de transitions internes aux six sous-groupes. Par exemple un enfant ayant sa mère et sa grand-mère passant de 5 à 6 ans, sans que sa mère ou sa grand-mère ne décède pendant l'année.
- $E^{(0,0)}$ ,  $E^{(1,0)}$ ,  $E^{(0,1)}$ ,  $E^{(1,1)}$ ,  $F^{(1,0)}$  et  $F^{(1,1)}$  les matrices de transtion vers l'âge adulte. Par exemple  $E^{(0,1)}$  est la matrice de transition à l'âge adulte pour les enfants orphelins de mère mais dont la grand-mère est en vie.
- $D^{(1,0) \rightarrow (0,0)}$ ,  $D^{(0,1) \rightarrow (0,0)}$ ,  $D^{(1,1) \rightarrow (0,0)}$ ,  $D^{(1,1) \rightarrow (0,1)}$  et  $D^{(1,1) \rightarrow (1,0)}$  les matrices de transition entre les sous-groupes enfants, correspondant à la perte d'une mère ou d'une grand-mère pendant une année.
- $G^{(0,0)}$ ,  $G^{(1,0)}$ ,  $C^{(0,0)}$ ,  $C^{(1,0)}$ ,  $C^{(0,1)}$  et  $C^{(1,1)}$  les matrices correspondant aux naissances. Par exemple  $C^{(1,0)}$  correspond à la naissance d'un enfant d'une mère non orpheline où pendant la première année, la grand-mère meurt mais la mère reste en vie.
- $H$  est la matrice de transition des adultes non orphelins vers les adultes orphelins.

Nous faisons le choix de ne pas détailler ici l'écriture de chacune des sous-matrices (voir annexe 10.3), considérant que cela n'est pas nécessaire pour comprendre la suite. Pour donner néanmoins un exemple, prenons le cas d'une femme adulte non orpheline et non ménopausée ayant  $i$  ans dont la mère avait l'âge  $j$  à sa naissance. L'année suivante:

- Sa mère ne meurt pas et elle non plus: elle reste dans la catégorie des adultes non orphelins avec probabilité  $P_i^{(1)} P_{i+j}^{(1)}$  (dans  $B^{(1)}$ )
- Sa mère meurt mais pas elle, elle passe dans la catégorie des adultes orphelins avec probabilité  $P_i^{(1)} (1 - P_{i+j}^{(1)})$  (dans  $H$ )

De plus elle donne naissance à un enfant qui survit jusqu'à l'âge de un an avec probabilité:

- $P_0^{(1,1)} F_i^{(1)} P_i^{(1)} P_{i+j}^{(0)}$  si ni elle ni sa mère ne meurt (dans  $C^{(1,1)}$ )
- $P_0^{(1,0)} F_i^{(1)} P_i^{(0)} (1 - P_{i+j}^{(0)})$  si sa mère meurt et pas elle (dans  $C^{(1,0)}$ )
- $P_0^{(0,1)} F_i^{(1)} (1 - P_i^{(1)}) P_{i+j}^{(0)}$  si elle meurt et pas sa mère (dans  $C^{(0,1)}$ )
- $P_0^{(0,0)} F_i^{(1)} (1 - P_i^{(1)}) (1 - P_{i+j}^{(0)})$  si les deux meurent (dans  $C^{(1,1)}$ )

## 6.2 Démographie

Nous étudions dans cette partie certains traits démographiques de la population accessibles grâce à ce modèle. Nous ne présentons pas d'analyses détaillées comme par exemple étudier l'impact de  $RR_0$  sur la démographie de la population (ces travaux commencés pendant le stage de recherche sont en cours).

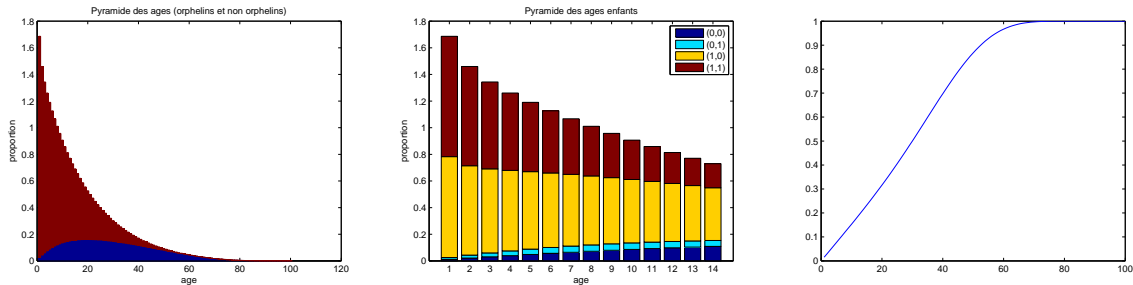


Figure 12: Pyramide des âges avec orphelins (bleu), répartition des catégories d'enfants et proportion d'orphelins dans la population à l'équilibre ( $RR_0 = 1$ )

Nous pouvons voir par exemple que seulement un quart environ des enfants de 14 ans ont leur grand-mère en vie, ou qu'à 30 ans, on a une chance sur deux d'avoir perdu sa mère.

### 6.3 Scénarios évolutifs

Nous allons explorer différents rôles possibles pour la grand-mère. Puis nous allons raisonner de la même façon que dans la partie 5.4 : regarder comment l’augmentation de l’altruisme de l’enfant modifie les pressions de la sélection naturelle sur la survie et la fertilité à chaque âge.

**Grand-mère indifférente** Le fait que la grand-mère soit vivante ou non ne change en rien la survie de l’enfant, seul compte la survie de la mère (comme dans le modèle BOMS)..

**Grand-mère de substitution** La grand-mère prend la place de la mère lorsque celle-ci décède, au sens où l’enfant ayant seulement sa grand-mère en vie a le même taux de survie que celui élevé par sa mère. En revanche elle n’est d’aucune “utilité” lorsque la mère est encore en vie. Avec les notations précédentes cela revient à prendre  $P_X^{(0,0)} = \tilde{P}_X$  et  $P_X^{(1,1)} = P_X^{(0,1)} = P_X^{(1,0)} = P_X$ .

**Grand-mère de soutien** La grand-mère ne prend pas la place de la mère lorsque celle-ci décède, mais aide la mère à élever son enfant, lui conférant une meilleure survie. On a alors  $P_X^{(0,0)} = P_X^{(0,1)} = \tilde{P}_X$  et  $P_X^{(1,1)} > P_X^{(1,0)} = P_X$  ( $\frac{h^{(1,1)}(0)}{h_{ref}(0)} = \delta + (\delta - 1)$  tandis que  $\frac{h^{(1,0)}(0)}{h_{ref}(0)} = \delta$ , cf 7.3 page 27 pour les notations).

La détermination des paramètres n’est pas discutée en détail ici (on applique toutefois le même raisonnement qu’en 10.2).

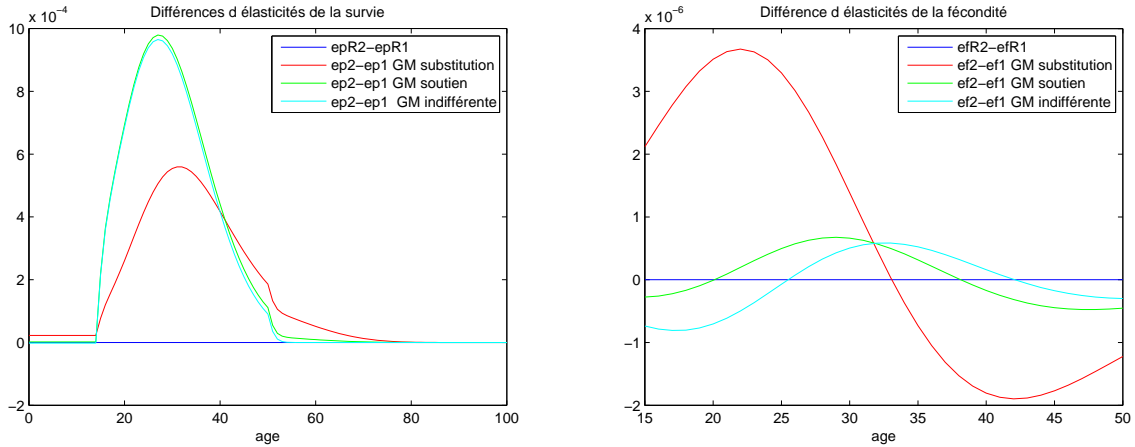


Figure 13: Différences d’élasticité de survie et de fécondité lorsque  $RR_0$  passe de 2 à 4 dans le cas de différents rôles joués par la Grand-mère

Il est intéressant de constater que la réponse de la sélection naturelle à une augmentation de l’altruisme de l’enfant n’est pas identique selon le rôle joué par les grand-mères. Lorsque celle-ci peut se substituer à la mère, il y a une pression moins forte pour survivre aux âges de reproduction et une pression plus importante pour survivre aux âges post-reproducteurs. En effet il est moins important de survivre aux âges de reproduction, le décès d’une mère pendant cette période pouvant être “compensé” par le fait que la grand-mère prend en charge l’enfant. D’autre part la survie aux âges avancés devient beaucoup plus importante: il est remarquable de voir que l’élasticité de la survie reste positive bien après 75 ans.

Les résultats concernant la fertilité sont à prendre avec plus de précaution car la courbe bleu ciel devrait normalement se superposer à la courbe rouge de la figure 11: rendre les grand-mères indifférentes revient à considérer uniquement l’investissement maternel comme dans le modèle BOMS. Nous n’avons pas pu déterminer si cette divergence était due à une erreur de programmation ou de modélisation. Elle est d’autant plus troublante que cette courbe se superpose parfaitement à celle du modèle BOSS de la partie 7(dans le cas neutre), les deux modèles étant complètement différents, et que les taux de croissance et structurations par classes d’âge calculés lorsque  $RR_0 = 1$  dans tous les modèles sont identiques (à  $10^{-15}$  près). Cependant nous pouvons tout de même remarquer qu’à chaque fois l’augmentation de



l'altricialité des enfants diminue la force de la sélection sur la fertilité à la fin de la vie reproductive, et que l'aide apporté par la grand-mère pour l'éducation des enfants (rôle de soutien) favorise la précocité de la vie reproductive (décalage de la courbe vers la gauche).

Afin de comparer l'effet respectif de l'investissement maternel et de l'investissement grand-maternel sur l'évolution de la survie et de la fertilité, nous pouvons isoler les composantes de l'élasticité de la survie dû au "rôle" de mère et à celui de grand-mère. Par exemple dans la sous-matrice  $A^{(1,1)}$  un enfant dont la mère avait  $i$  ans à sa naissance et sa grand-mère  $i + j$  passe de 1 à 2 ans en gardant sa mère et sa grand-mère en vie avec la probabilité  $P_1^{(1,1)} P_{i+1}^{(1)} P_{i+j+1}^{(0)}$ . D'après la formule (7), cette cellule de la matrice (en position  $(k, l)$ ) "contribue" à l'élasticité de la survie à l'âge  $i$  (rôle de mère) par  $P_1^{(1,1)} P_{i+j+1}^{(0)} \mathbf{S}_{k,l}$  et à l'élasticité de la survie à l'âge  $i + j$  (rôle de grand-mère) par  $P_1^{(1,1)} P_{i+1}^{(1)} \mathbf{S}_{k,l}$ ; où  $\mathbf{S}$  est la matrice de sensibilité.

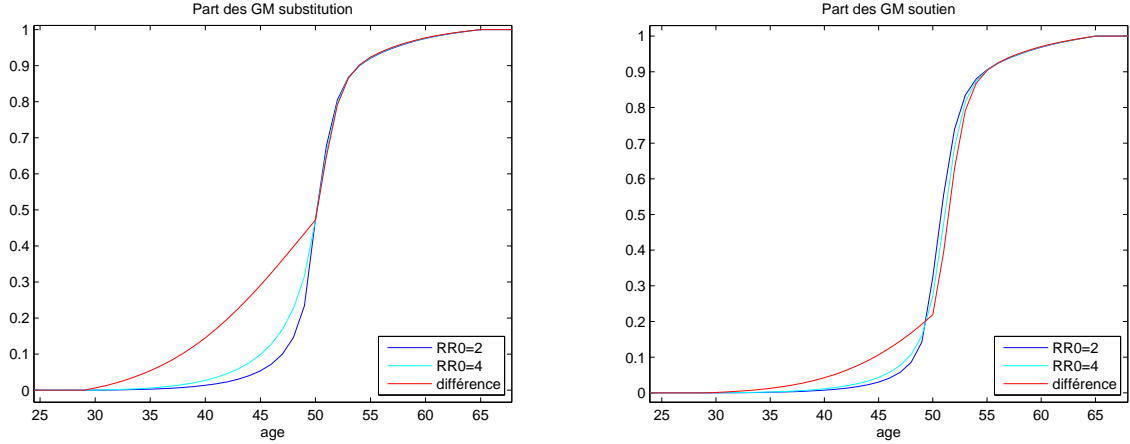


Figure 14: Part de la contribution des grand-mères à l'élasticité de la survie, lorsque celle-ci joue le rôle de substitution (gauche) ou de soutien (droite) (elle est nulle lorsque la grand-mère est indifférente). La courbe "différence" donne la contribution des grand-mères dans  $(E_{p2} - E_{p1})$  visible sur la figure 13 (gauche).

Nous pouvons voir un basculement du rôle prépondérant expliquant la force de la sélection sur la survie: celui de mère avant la ménopause et celui de grand-mère après. A 40 ans, environ 2% (moyenne des quatre cas soutien, substitution,  $RR_0 = 2$  ou 4) de la pression de sélection sur la survie est expliqué par un rôle potentiel de grand-mère, tandis qu'à 55 ans ce ratio est de 95%. L'investissement grand-maternel pourrait donc expliquer en partie la forte espérance de vie de notre espèce.

Ensuite la figure 14 montre que la grand-mère a un rôle beaucoup plus déterminant dans le changement des forces de la sélection provoqué par l'augmentation de l'altricialité des enfants lorsqu'elle joue un rôle de substitution plutôt que de soutien. En effet à 45 ans, 30% de ce changement vient de l'investissement grand-maternel dans un rôle substitution (qui affecte la catégorie (0,1) des enfants soit seulement 5% d'entre eux cf figure 12) contre 10% dans un rôle de soutien (qui affecte la catégorie (1,1) des enfants soit environ un tiers d'entre eux). Cependant ces résultats sont à tempérer parce qu'ils restent dépendants de la paramétrisation d'une part et parce que d'autre part, dans le modèle, seule la grand-mère peut se substituer à la mère. Si d'autres apparentés le pouvaient, cela diminuerait l'importance des grand-mères et donc la force de la sélection naturelle sur la survie aux âges avancés.

## 7 Modèle incorporant un investissement des aînées (BOSS)

Nous allons cette fois-ci distinguer les mères qui ont déjà eu  $i$  enfants et les enfants ayant potentiellement  $i$  aînés (le modèle permet uniquement de savoir si la mère de l'enfant a déjà accouché  $i$  fois avant de le mettre au monde et non pas si l'enfant a  $i$  aînés en vie). Cela va nous permettre de regarder l'influence des soeurs plus âgées sur la survie des enfants. Nous appelons ce modèle BOSS pour *bet on the sisters survivals*.

### 7.1 Mise en forme matricielle

Le vecteur de population est :

$$\mathbf{n} = \begin{pmatrix} \mathbf{N}_0 \\ \vdots \\ \mathbf{N}_{\beta-\alpha} \\ \mathbf{m}_0 \\ \vdots \\ \mathbf{m}_{\beta-\alpha+1} \end{pmatrix}$$

Avec:

- $\mathbf{N}_i = \begin{pmatrix} \tilde{\mathbf{n}}_i \\ \mathbf{n}_i \\ \vdots \\ \mathbf{n}_\beta \end{pmatrix}$  représentant les enfants ayant  $i$  aînés avec  $\tilde{\mathbf{n}}_i$  les orphelins de 1 à  $\alpha$  ans,  $\mathbf{n}_k$  les enfants dont la mère avait  $k$  ans à leur naissance ( $k \geq i$  car si un enfant a  $i$  aînés, sa mère a déjà mis au monde  $i$  enfants, et donc a au moins  $\alpha + i$  ans de plus que lui, ayant au mieux mis au monde un enfant par an depuis l'âge de première reproduction).
- $\mathbf{m}_i = \begin{pmatrix} m_{i,\alpha+i} \\ \vdots \\ m_{i,\omega+i} \end{pmatrix}$  représentant les mères ayant déjà eu  $i$  enfants ( $m_{i,k}$  désigne le nombre d'individus d'âge  $k$ )

La matrice de projection devient une “matrice blocs de matrices blocs”, à savoir:

$$M = \begin{pmatrix} \mathbf{A}_0 & 0 & \cdots & 0 & \mathbf{C}_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \vdots & 0 & \ddots & \ddots & \vdots & \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & \vdots & \ddots & \ddots & 0 & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \mathbf{A}_{\beta-\alpha} & 0 & \cdots & 0 & \mathbf{C}_{\beta-\alpha} & \\ \mathbf{E}_0 & \cdots & \cdots & \mathbf{E}_{\beta-\alpha} & \mathbf{B}_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & \mathbf{D}_0 & \ddots & \ddots & \vdots & \vdots \\ \vdots & & & \vdots & 0 & \ddots & \ddots & 0 & \vdots \\ \vdots & & & \vdots & \vdots & \ddots & \ddots & \mathbf{B}_{\beta-\alpha} & 0 \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & \mathbf{D}_{\beta-\alpha} & \mathbf{B}_{\beta-\alpha+1} \end{pmatrix}$$

les  $\mathbf{A}_i$  étant les matrices de transition internes aux enfants ayant  $i$  aînés, les  $\mathbf{B}_i$  les matrices de transition internes aux adultes ayant déjà eu  $i$  enfants. Les  $\mathbf{D}_i$  correspondent aux passages d'une adulte ayant  $i$  enfants à une adulte ayant  $i + 1$  enfants. Les  $\mathbf{C}_i$  correspondent aux naissances des enfants ayant  $i$  aînés (par les mères ayant déjà eu  $i$  enfants) et les  $\mathbf{E}_i$  sont les matrices de passage à l'âge adulte.

On note  $P_X^{(i)}$  le taux de survie d'un enfant ayant  $i$  aînés si  $X < \alpha$  ou d'un adulte ayant déjà eu  $i$  enfants si  $X \geq \alpha$ , ainsi que  $F_X^{(i)}$  le taux de fécondité d'un individu ayant déjà eu  $i$  enfants.

Comme précédemment nous ne détaillerons pas l'écriture de la matrice (annexe 10.4 pour plus de détails).

## 7.2 Démographie

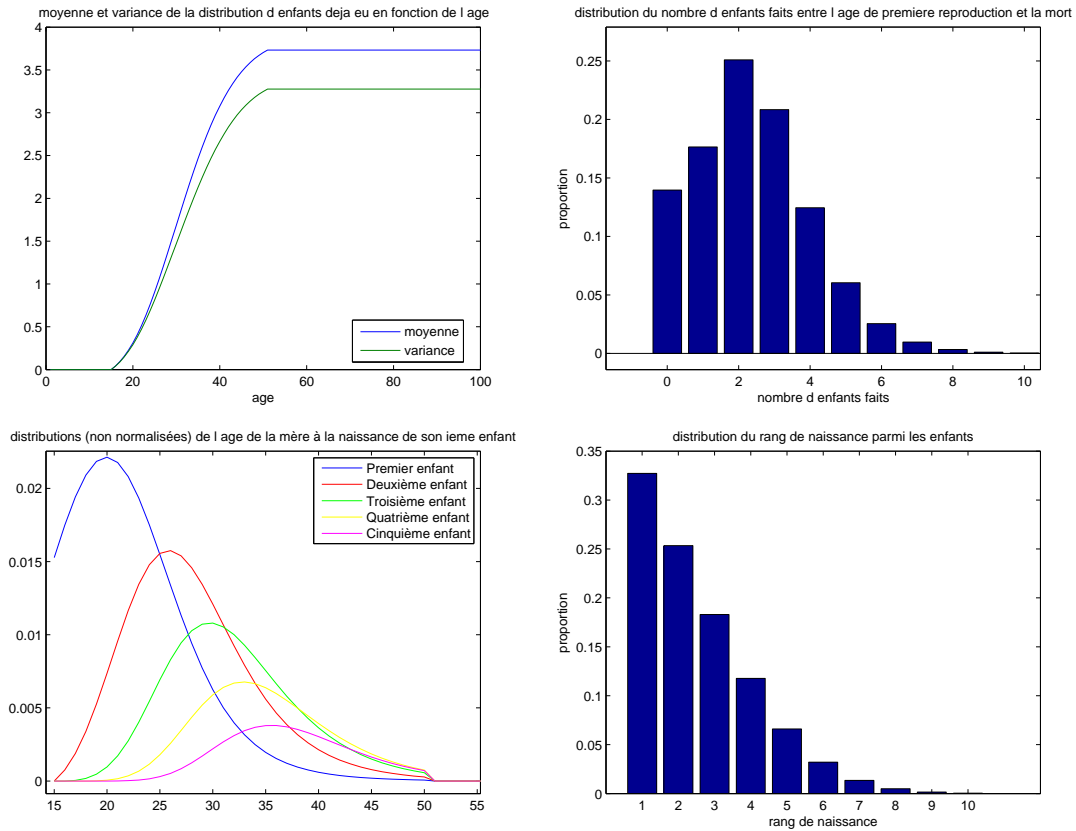


Figure 15: Statistiques obtenues dans la population à l'équilibre pour le cas de référence ( $RR_0 = 1$ )

Les statistiques visibles figure 15 sont obtenues à partir de la population à l'équilibre. La première donne la moyenne et la variance la distribution d'enfants mis au monde en fonction de l'âge. Passé la ménopause la distribution du nombre d'enfants mis au monde reste identique puisque nous avons supposé que les mères ont les mêmes taux de survie quelque soit le nombre d'enfants qu'elles ont déjà mis au monde. Nous pouvons voir que la moyenne et la variance de ces distributions augmente avec l'âge: plus les femmes sont âgées, plus elles ont mis au monde d'enfants en moyenne et plus les disparités entre elles sont importantes. Ceci est intéressant puisque plus de variance implique plus d'impact de la sélection naturelle. L'importance de la survie et de la fertilité aux grands âges établie à l'aide des figures 7 et 6 pourrait donc être sous-estimée.

La deuxième donne la distribution du nombre d'enfants mis au monde entre l'âge de première reproduction et la mort. On peut voir que 14% des adultes ne laisseront aucun descendants et que 25% mettront au monde deux enfants (mode de la distribution).

La troisième figure donne, parmi les femmes mettant au monde au moins  $i$  enfants, la distribution de leur âge à la naissance du  $i$ ème. Le premier enfant est mis au monde en moyenne à 20 ans, le deuxième à 26 et le troisième à 30. Les distributions sont de plus en plus étalées à mesure que  $i$  augmente.

La quatrième figure donne la distribution du rang de naissance parmi les enfants. Un tiers des enfants dans la population sont les premiers enfants de leur mère et 12% des enfants ont au moins quatre aînés potentiels.

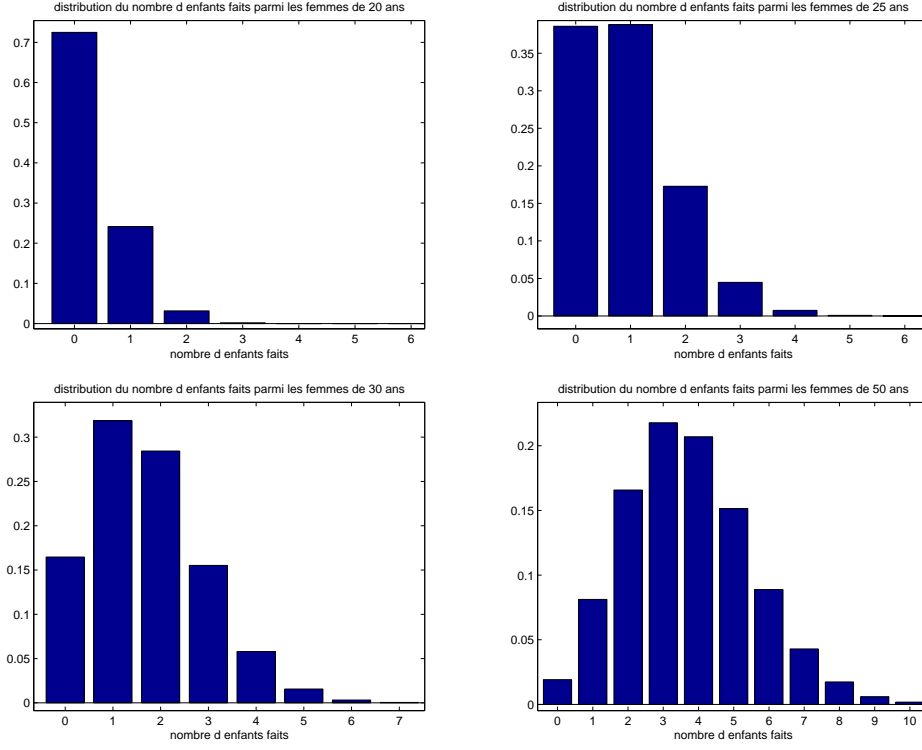


Figure 16: Distribution du nombre d'enfants mis au monde parmi les mères de 20, 25, 30 et 50 ans.

A 20 ans, 70% des femmes n'ont pas encore mis au monde d'enfant alors qu'à 50 elles ne sont que 2%. A 30 ans la moitié des femmes ont mis au monde un enfant ou moins tandis qu'à 50 la moitié en ont mis au monde quatre ou plus.

### 7.3 Scenarios evolutionnaires

**Effet des aînés sur la différence de survie entre orphelins et non orphelins** Lorsque la mère meurt, les frères et soeurs plus âgés peuvent s'occuper des plus jeunes et se substituer à la mère. Dans ce cas, la différence de mortalité entre orphelins et enfants dont la mère est vivante diminue avec le nombre d'aînés. Le fait que des individus autres que la mère s'occupe des enfants s'appelle l'*allocare*. Nous appellerons donc  $A+$  ce scenario pour indiquer qu'il y a de l'allocare de la part des frères et soeurs plus âgés - et  $A0$  le scenario de base dans lequel le fait d'avoir des aînés ou non ne change pas la survie des orphelins.

**Effet des aînés sur la survie des plus jeunes en général** Les enfants peuvent coopérer, entrer en compétition ou être en interaction neutre. Nous notons  $C+$ ,  $C-$  et  $C0$  ces trois scenarios. Lorsqu'ils sont en coopération, le fait d'avoir des aînés a une influence positive sur la survie de l'enfant. Lorsqu'ils sont en compétition c'est l'inverse, par exemple parce que les aînés privent les plus jeunes de ressources. Enfin lorsqu'ils sont en interaction neutre, le fait d'avoir des aînés ou non ne change pas la survie de l'enfant.

**Paramétrisation** Notons  $h_{ref}$  la fonction de risque de mortalité dans le cas de référence (c'est à dire la fonction directement issue des paramètres  $a_1, a_2, a_3, b_1$  et  $b_3$ , ou celle pour  $RR_0 = 1$ ). Cette fonction permet de déterminer les fonctions de risque de mortalité des orphelins  $h_{orph}^{(i)}$  et des non orphelins  $h_{nonorph}^{(i)}$  (où  $i$  est le nombre d'aînés) par le modèle accelerated failure time cf partie 5.2 ( $\alpha_0 = \alpha$  ici) avec les valeurs

des risques relatifs de décès à la naissance  $\frac{h_{orph}^{(i)}(0)}{h_{ref}(0)}$  et  $\frac{h_{nonorph}^{(i)}(0)}{h_{ref}(0)}$ . Ensuite ces fonctions déterminent

les paramètres  $\tilde{P}_X^{(i)}$  et  $P_X^{(i)}$  cf partie 4.4.1.

Nous considérons ici (ce qui revient au même) les valeurs  $\frac{h_{orph}^{(i)}(0)}{h_{nonorph}^{(i)}(0)}$  et  $\frac{h_{ref}(0)}{h_{nonorph}^{(i)}(0)}$  qui s'interprètent plus facilement dans le cadre de nos scénarios. En effet la première quantité est une mesure de la différence de survie existant entre orphelins et non orphelins et la deuxième est une mesure de la survie des enfants en général.

Pour le scénario A0,  $\frac{h_{orph}^{(i)}(0)}{h_{nonorph}^{(i)}(0)}$  vaut  $RR_0$  quel que soit le nombre d'ainés. Pour le scénario A+, il vaut  $RR_0$  lorsque l'enfant est le premier de sa mère, diminue linéairement pour atteindre 1 (pas de différence entre les orphelins et les autres) lorsque l'enfant a 5 ainés, puis demeure à 1. Par exemple dans ce scénario A+ si un enfant est le sixième de sa mère et que celle-ci meurt lorsqu'il est jeune, il aura les mêmes probabilités de survie à chaque âge que si elle était encore vivante. La valeur 5 est arbitraire, il correspond dans la "réalité" à 10 enfants que la mère a mis au monde avant, dont vraisemblablement 6 ou 7 sont encore en vie.

Pour le scénario C0,  $\frac{h_{ref}(0)}{h_{nonorph}^{(i)}(0)}$  vaut  $\delta (>1)$  quel que soit le nombre d'ainés. Pour le scénario C+ (respectivement pour le scénario C-), il augmente (respectivement il diminue) linéairement jusqu'à atteindre  $\delta + (\delta - 1)$  (respectivement  $1 - (\delta - 1)$ ) lorsque l'enfant a cinq ainés, puis demeure constant.

Comme précédemment, on veut modifier les survies de différentes catégories d'enfants sans changer la probabilité moyenne de passage à l'âge adulte pour ne pas perturber les élasticités par des effets de moyenne. Pour chaque scénario, on fixe  $RR_0$  et on trouve le  $\delta$  satisfaisant cette condition par une méthode identique à celle expliquée en annexe 2.

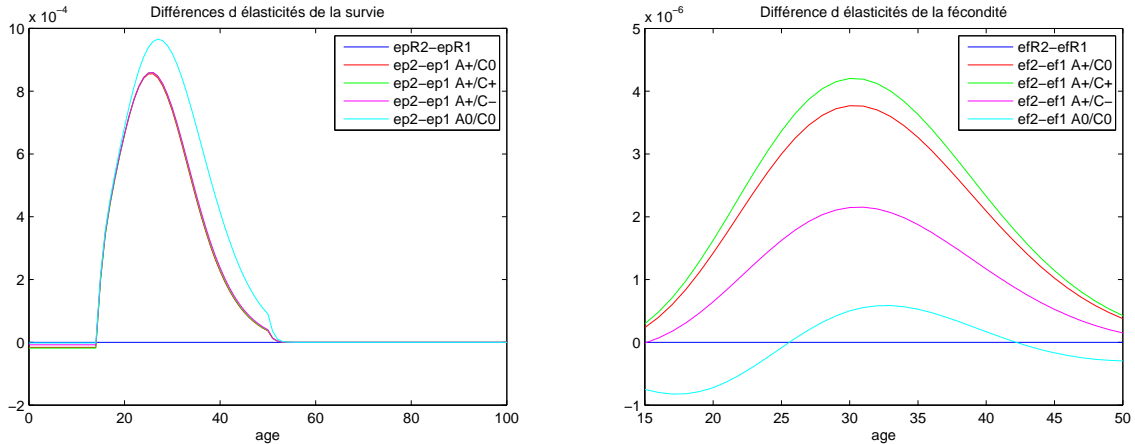


Figure 17: Différences d'élasticités de fécondité et de survie lorsque  $RR_0$  passe de 2 à 4 pour différents scénarios

**Interprétation:** Nous pouvons voir sur la figure 17 que la présence d'allocare de la part des ainés relâche l'intensité de la sélection naturelle sur la survie pendant la période reproductive. En effet si les enfants d'une mère peuvent se substituer à elle lorsqu'elle décède, il est moins important pour celle-ci de survivre (surtout en deuxième partie de période reproductive lorsqu'elle a déjà eu des enfants) pour pouvoir élever ses enfants.

En présence de coopération, un nombre d'enfants élevé permet d'augmenter la survie de ses futurs enfants. En faisant des enfants, non seulement l'individu transmet ses gènes dans l'immédiat mais il favorise également leur transmission dans un futur proche. Par conséquent les pressions de la sélection sont d'autant plus fortes sur la fécondité que le rôle des ainés est bénéfique (" $A + /C+ > A + /C0 > A + /C-$ ").

## 8 Conclusion

D’après l’hypothèse de la prématuration, l’augmentation de la taille du cerveau un à deux millions d’années avant notre ère aurait conduit à une réduction du temps de gestation. Plus prématuré, le nouveau-né aurait alors été plus *altricial* et aurait demandé plus d’investissement maternel pour son développement physiologique. D’autre part, l’importance grandissante du langage et des rapports sociaux chez les hominidés aurait accentué l’importance de l’éducation et donc de l’investissement maternel.

Nous avons développé dans un premier temps un modèle matriciel de projection de populations prenant en compte cet investissement parental à l’aide de paramètres démographiques (adaptation du modèle BOMS de [4]). Puis nous avons montré que l’augmentation de l’altricialité des enfants entraîne une augmentation de la force de la sélection naturelle sur la survie aux âges adultes et la fécondité au pic de la période reproductive, ainsi qu’une diminution de la force de la sélection sur la fécondité en début et fin de vie reproductive. Or ces traits d’histoire de vie (espérance de vie élevée, période reproductive brève et intense et longue vie post-reproductive) sont justement ceux qui caractérisent l’homme au sein de la famille des primates. L’investissement parental aurait donc joué un rôle décisif dans l’évolution des traits d’histoire de vie de la lignée humaine. Il pourrait également expliquer certaines disparités entre hommes et femmes: ces dernières, qui s’occupent plus des enfants que les premiers, ont une espérance de vie supérieure et une période reproductive plus courte.

Cependant chez l’Homme, la mère ne porte pas à elle seule le fardeau de l’éducation des enfants et peut recevoir de l’aide de la part de personnes extérieures (le plus souvent apparentées), c’est ce que l’on appelle l’*allocare*. Cet *allocare* est variable selon les populations car il dépend du contexte écologique et de l’appréhension culturelle du développement et de l’éducation de l’enfant. Nous avons développé dans un deuxième temps deux modèles intégrant un investissement autre que celui de la mère: celui des grand-mères maternelles (modèle BOGMS) pour le premier et celui des soeurs aînées (modèle BOSS) pour le second. Nous avons montré que la présence d’*allocare* relâche la pression de la sélection sur la survie en période reproductive et augmente la force de la sélection sur la fécondité. En effet puisque d’autres personnes peuvent s’occuper des enfants si la mère décède, il devient moins important pour cette dernière de survivre en période reproductive. D’autre part des personnes extérieures lui apportant un soutien pour l’éducation de ses enfants, elle peut en élever un nombre plus important, ce qui favorise la fécondité. Nous avons montré également que l’investissement grand-maternel augmente la pression de la sélection sur la survie aux âges avancés de façon très significative, ce qui pourrait expliquer l’espérance de vie très élevée de notre espèce. Enfin nous avons remarqué que le fait d’adopter l’enfant lorsque sa mère décède a beaucoup plus d’impact en termes évolutifs que de lui apporter un soutien pendant qu’elle est encore en vie.

La grande plasticité des modèles matriciels permettrait d’intégrer des scénarios évolutionnaires plus complexes. Il pourrait être intéressant d’ajouter de la stochasticité environnementale pour analyser l’effet d’épidémies touchant en particulier les personnes fragiles (juvéniles et personnes âgées) ou d’intégrer des compromis (trade-offs) entre différents paramètres: survie/reproduction ou investissement maternel/survie par exemple. Enfin ces modèles intégrant un investissement maternel pourraient être utilisés pour la conservation d’espèces où l’investissement parental est important (comme la baleine bleue).

## 9 Références bibliographiques

### References

- [1] HAL CASWELL, *Matrix Population Models*, 2nd ed Sinauer Associates, Inc, 2001
- [2] THIMOTHY GAGE, *The Comparative Demography of Primates*, Annual review of Anthropology, 1998
- [3] S. PAVARD, C. JESSICA, E. METCAF, *Negative Selection on BRCA1 Susceptibility Alleles Sheds Light on the Population Genetics of Late-Onsets Diseases and Aging Theory*, PLoS One, 2007
- [4] S. PAVARD, A. SIBERT, E. HEYER, *The Effet of Maternal Care on Child Survival: a Demographic, Genetic and Evolutionary Perspective*, Evolution, 2007
- [5] S. PAVARD, D. KOONS, E. HEYER, *The Influence of Maternal Care in Shaping Human Survival and Fertility*, Evolution, 2007
- [6] S. PAVARD, A. GAGNON, B. DESJARDINS, E. HEYER, *Mother's Death and Child Survival: The Case of Early Quebec*, Journal of Biological Science, 2005
- [7] H. HADWIGER, *Eine analytische reproductions\_funktion fur biologishe Gesamtheiten*, Skandinavisk Aktuarietidskrift, 1940
- [8] R. SEARS, R. MACE, *Who keeps children alive? A review of the effect of kin on Child Survival*, Evolution and Human Behavior, 2006
- [9] P PERISTERA, A KOSTAKI, *Modeling fertility in modern populations*, Demographic Research, 2007
- [10] M GURVEN, H. KAPLAN, *Longevity among Hunter-Gatherers: a Cross-Cultural Examination*, Population and Development Review, 2007
- [11] S. STEARNS, *The Evolution of Life Histories*, Oxford University Press, 1992
- [12] R. DUNBAR, *The Human Story*, Faber and Faber, 2004
- [13] W. SILER, *A competing risk model for animal mortality*, Ecology, 1979
- [14] W.D HAMILTON, *The moulding of senescence by natural selection*, Theoretical Biology, 1966
- [15] R. MACE *Evolutionary ecology of human life history*, Animal Behavior, 2000
- [16] G. C. WILLIAMS *Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence*, Evolution, 1957

## 10 Annexes

### 10.1 Annexe 1: démonstration de l'utilisation du théorème de Perron-Frobenius pour une matrice non irréductible.

La matrice de projection a une forme très particulière (dû au cycle de vie, où on ne peut “qu'avancer en âge” et donc ne pas revenir en arrière dans le schéma), elle est du type:

$$M = \begin{pmatrix} A & 0 \\ C & B \end{pmatrix} \quad (10)$$

Avec:

- $A$  satisfaisant les hypothèses du théorème de Perron-Frobenius
- $B = \begin{pmatrix} 0 & & & \\ P_{\beta+1} & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ & & P_{\omega-1} & 0 \end{pmatrix}$  nilpotente (donc ayant toutes ses valeurs propres nulles)
- $C = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & P_\beta \\ & & & 0 \\ & 0 & & \vdots \\ & & & 0 \end{pmatrix}$

Comme  $M$  est triangulaire inférieure par blocs,  $Sp(M) = Sp(A) \cup Sp(B)$  (formule du déterminant par blocs appliquée au polynôme caractéristique). Or  $Sp(B) = \{0\}$ , donc la valeur propre dominante  $\lambda$  de  $A$  est celle de la matrice  $M$ , comme elle est simple pour  $A$  elle l'est aussi pour  $M$ .

Vérifions maintenant que  $w = \begin{pmatrix} w_A \\ w_B \end{pmatrix}$ , vecteur propre associé à  $\lambda$ , a bien toutes ses composantes strictement positives:

$$\begin{pmatrix} A & 0 \\ C & B \end{pmatrix} \begin{pmatrix} w_A \\ w_B \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} w_A \\ w_B \end{pmatrix} \iff \left\{ \begin{pmatrix} P_\beta w_{A,\beta} \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} Aw_A = \lambda w_A \\ 0 \\ P_{\beta+1} w_{B,\beta+1} \\ \vdots \\ P_{\omega-1} w_{B,\omega-1} \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} w_{B,\beta+1} \\ \vdots \\ \vdots \\ w_{B,\omega} \end{pmatrix} \right.$$

Comme  $A$  satisfait les hypothèses du théorème et que  $\lambda$  est sa valeur propre principale,  $w_A$  existe bien (cf partie (4.2)) et peut être choisi avec toutes ses composantes strictement positives. Ensuite  $w_{B,\beta+1} = \frac{P_\beta}{\lambda} w_{A,\beta} > 0$ , puis on voit bien que de proche en proche, chaque  $w_{B,i}$  sera strictement positif.

La matrice  $M$  satisfait donc les propriétés de la partie 4.2.

### 10.2 Annexe 2: comment augmenter le risque des orphelins et diminuer celui des non orphelins pour que la proportion d'enfants atteignant l'âge adulte reste inchangé.

On note  $h_{ref}$  la fonction de risque de mortalité dans le cas où  $RR_0 = 1$ , c'est à dire celle directement issue des cinq paramètres  $a_1, a_2, a_3, b_1$  et  $b_3$ ,  $h_{orph}$  celle des orphelins et  $h$  celle des non orphelins. On calcule les deux derniers de la même façon que dans la partie 5.2 en posant  $\delta = \frac{h(0)}{h_{ref}(0)}$ ,  $RR_0 = \frac{h_{orph}(0)}{h_{ref}(0)}$  (les deux rapports sont  $>1$ ). Avec ces trois fonctions on peut calculer comme dans la partie 4.4.1 les taux de survie dans le modèle de référence  $(P_i)_{ref}$ , des orphelins et non orphelins dans le modèle BOMS  $\tilde{P}_i$  et  $P_i$  (on a toujours  $\tilde{P}_i \leq (P_i)_{ref} \leq P_i$ ).



Alors dans le modèle BOMS le risque relatif de décès à la naissance vaut  $RR_0 = \delta \tilde{R}_0$ .  
La proportion des enfants atteignant l'âge adulte vaut dans le cas référence ( $RR_0 = 1$ ) :

$$S_{\alpha,ref} = \Pi_{i=0}^{i=\alpha-1} (P_i)_{ref}$$

Tandis que dans le cas où  $RR_0 > 1$  elle vaut:

$$S_{\alpha}(R\tilde{R}_0, \delta) = \Pi_{i=0}^{i=\alpha-1} \hat{P}_i \quad (11)$$

où  $\hat{P}_i = w_i \tilde{P}_i + (1 - w_i) P_i$ ,  $w_i$  étant la proportion d'orphelins.

Si on résume le problème, pour  $RR_0$  donné, on doit trouver un couple  $(R\tilde{R}_0^*, \delta^*)$  tel que:

$$\begin{cases} \delta^* R\tilde{R}_0^* = RR_0 \\ S_{\alpha}(R\tilde{R}_0^*, \delta^*) = S_{\alpha,ref} \end{cases} \quad (12)$$

Le système ne peut pas se résoudre "simplement" car  $S_{\alpha}$  dépend de façon compliquée de ses paramètres.  $R\tilde{R}_0$  et  $\delta$  permettent le calcul des valeurs de  $\tilde{P}_i$  et  $P_i$  par les étapes successives de la partie 5.2. Puis  $\tilde{P}_i$  et  $P_i$  déterminent la matrice donc les valeurs  $w_i$  qui se déduisent du vecteur propre dominant. Enfin les  $\tilde{P}_i$ ,  $P_i$  et  $w_i$  donnent  $S_{\alpha}(R\tilde{R}_0, \delta)$  par la formule (11).

Le point essentiel est de remarquer que  $\delta \in [1; RR_0]$  et que  $S_{\alpha}$  est une fonction continue (chaque étape décrite plus haut est continue) et strictement croissante de  $\delta$  (plus les non orphelins ont un taux de survie élevé, plus la proportion des enfants arrivant jusqu'à l'âge adulte est importante). On raisonne alors par dichotomie en trouvant le couple  $(R\tilde{R}_0^*, \delta^*)$  comme la limite de deux suites  $((R\tilde{R}_0)_n, \delta_n)$ .

$$\text{On pose } \begin{cases} a_0 = 1 \\ b_0 = RR_0 \\ \delta_0 = \frac{a_0 + b_0}{2} \\ (RR_0)_0 = \frac{RR_0}{\delta} \end{cases} .$$

A l'étape  $n$ , on calcule  $S_n = S_{\alpha}((R\tilde{R}_0)_n, \delta_n)$ . Si  $S_n > S_{\alpha,ref}$  on pose

$$\begin{cases} a_{n+1} = a_n \\ b_{n+1} = \delta_n \\ \delta_{n+1} = \frac{a_n + \delta_n}{2} \\ (RR_0)_n = \frac{RR_0}{\delta_n} \end{cases} \quad \text{sinon on pose } \begin{cases} a_{n+1} = \delta_n \\ b_{n+1} = b_n \\ \delta_{n+1} = \frac{\delta_n + b_n}{2} \\ (RR_0)_n = \frac{RR_0}{\delta_n} \end{cases} .$$

Alors  $\lim_{n \rightarrow \infty} ((R\tilde{R}_0)_n, \delta_n)_{n \rightarrow \infty} = (R\tilde{R}_0^*, \delta^*)$  de (12).

On ne fera pas de démonstration rigoureuse de la convergence mais celle-ci se base sur le fait que la fonction est continue strictement croissante et que l'intervalle dans lequel on recherche la solution est divisé par deux à chaque étape. Avec matlab, on fixe un seuil arbitraire de précision souhaitée et on s'arrête dès qu'il est atteint. L'algorithme converge rapidement.

### 10.3 Annexe 3: matrice du modèle BOGMS

Le vecteur de population et la matrice de projection sont:

$$N = \begin{pmatrix} \text{Enfants}_{(0,0)} \\ \text{Enfants}_{(1,0)} \\ \text{Enfants}_{(0,1)} \\ \text{Enfants}_{(1,1)} \\ \text{Adultes}_{(0)} \\ \text{Adultes}_{(1)} \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad M = \begin{pmatrix} A^{(0,0)} & D^{(1,0) \rightarrow (0,0)} & D^{(0,1) \rightarrow (0,0)} & D^{(1,1) \rightarrow (0,0)} & G^{(0,0)} & C^{(0,0)} \\ 0 & A^{(1,0)} & 0 & D^{(1,1) \rightarrow (1,0)} & G^{(1,0)} & C^{(1,0)} \\ 0 & 0 & A^{(0,1)} & D^{(1,1) \rightarrow (0,1)} & 0 & C^{(0,1)} \\ 0 & 0 & 0 & A^{(1,1)} & 0 & C^{(1,1)} \\ E^{(0,0)} & E^{(1,0)} & E^{(0,1)} & E^{(1,1)} & B^{(0)} & H \\ 0 & F^{(1,0)} & 0 & F^{(1,1)} & 0 & B^{(1)} \end{pmatrix}$$

Les six matrices blocs de la diagonale sont de taille  $N \times N$  avec  $N$  valant respectivement  $(\alpha - 1)$ ,  $(\alpha - 1)(\beta - \alpha + 1)$ ,  $(\alpha - 1)(2\beta - 2\alpha + 1)$ ,  $(\alpha - 1)(\beta - \alpha + 1)^2$ ,  $(\omega - \alpha + 1)$  et  $(\omega - \alpha + 1)(\beta - \alpha + 1)$ . Les autres tailles des sous-matrices s'en déduisent (par exemple  $E^{(0,0)}$  est de taille  $(\omega - \alpha + 1) \times (\alpha - 1)$ ). Il n'y a donc aucune des 24 sous-matrices qui soient de la même taille.

Les sous-matrices sont (dans le détail):

- $A^{(0,0)} = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ P_1^{(0,0)} & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & P_{\alpha-2}^{(0,0)} & 0 \end{pmatrix}$
- $A^{(1,0)} = \begin{pmatrix} \mathbf{a}_\alpha & & \\ & \ddots & \\ & & \mathbf{a}_\beta \end{pmatrix}$  avec  $\mathbf{a}_i = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ P_1^{(1,0)} P_{i+1}^{(0)} & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & P_{\alpha-2}^{(1,0)} P_{i+1}^{(0)} & 0 \end{pmatrix}$
- $A^{(1,0)} = \begin{pmatrix} \mathbf{a}_{\alpha+\alpha} & & \\ & \ddots & \\ & & \mathbf{a}_{\beta+\beta} \end{pmatrix}$  avec  $\mathbf{a}_i = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ P_1^{(0,1)} P_{i+1}^{(0)} & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & P_{\alpha-2}^{(0,1)} P_{i+\alpha-2}^{(0)} & 0 \end{pmatrix}$
- $A^{(1,1)} = \begin{pmatrix} \mathbf{a}_{\alpha,\alpha} & & & \\ & \mathbf{a}_{\alpha,\alpha+1} & & \\ & & \ddots & \\ & & & \mathbf{a}_{\beta,\beta-1} \\ & & & & \mathbf{a}_{\beta,\beta} \end{pmatrix}$   
avec  $\mathbf{a}_{i,j} = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ P_1^{(1,1)} P_{i+1}^{(1)} P_{i+j+1}^{(0)} & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & P_{\alpha-2}^{(1,1)} P_{i+\alpha-2}^{(1)} P_{i+j+\alpha-2}^{(0)} & 0 \end{pmatrix}$
- $D^{(1,0) \rightarrow (0,0)} = (\mathbf{d}_\alpha \quad \cdots \quad \mathbf{d}_\beta)$  avec  $\mathbf{d}_i = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ P_1^{(1,0)}(1 - P_{i+1}^{(0)}) & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & P_{\alpha-2}^{(1,0)}(1 - P_{i+1}^{(0)}) & 0 \end{pmatrix}$
- $D^{(0,1) \rightarrow (0,0)} = (\mathbf{d}_{\alpha+\alpha} \quad \cdots \quad \mathbf{d}_{\beta+\beta})$  avec  $\mathbf{d}_i = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ P_1^{(0,1)}(1 - P_{i+1}^{(0)}) & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & P_{\alpha-2}^{(0,1)}(1 - P_{i+1}^{(0)}) & 0 \end{pmatrix}$
- $D^{(1,1) \rightarrow (0,0)} = (\mathbf{d}_{\alpha,\alpha} \quad \cdots \quad \mathbf{d}_{\beta,\beta})$   
avec  $\mathbf{d}_{i,j} = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ P_1^{(1,1)}(1 - P_{i+1}^{(1)})(1 - P_{i+j+1}^{(0)}) & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & P_{\alpha-2}^{(1,1)}(1 - P_{i+\alpha-2}^{(1)})(1 - P_{i+j+\alpha-2}^{(0)}) & 0 \end{pmatrix}$
- $D^{(1,1) \rightarrow (1,0)} = \sum_{\alpha \leq i, j \leq \beta} \begin{pmatrix} \cdots & \cdots & \cdots \\ \cdots & \mathbf{d}_{i,j} & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots \end{pmatrix}$

avec  $\mathbf{d}_{i,j} = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ P_1^{(1,1)} P_{i+1}^{(0)} (1 - P_{i+j+1}^{(0)}) & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & P_{\alpha-2}^{(1,1)} P_{i+\alpha-2}^{(0)} (1 - P_{i+j+\alpha-2}^{(0)}) & 0 \end{pmatrix}$  l'élément  $(1,1)$  de

$\mathbf{d}_{i,j}$  correspondant à l'élément  $(1 + (i - \alpha)(\alpha - 1), s_{i,j})$  de  $D^{(1,1) \rightarrow (1,0)}$  où  $s_{i,j} = 1 + (\alpha - 1)[(i - \alpha)(\beta - \alpha + 1) + (j - \alpha)]$

- $D^{(1,1) \rightarrow (0,1)} = \sum_{\alpha \leq i, j \leq \beta} \begin{pmatrix} \cdots & \cdots & \cdots \\ \cdots & \mathbf{d}_{i,j} & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots \end{pmatrix}$

avec  $\mathbf{d}_{i,j} = \begin{pmatrix} 0 & & & 0 \\ P_1^{(1,1)} (1 - P_{i+1}^{(1)}) P_{i+j+1}^{(0)} & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & P_{\alpha-2}^{(1,1)} (1 - P_{i+\alpha-2}^{(1)}) P_{i+j+\alpha-2}^{(0)} & 0 \end{pmatrix}$  l'élément  $(1,1)$  de

$\mathbf{d}_{i,j}$  correspondant à l'élément  $(1 + (i + j - \alpha)(\alpha - 1), s_{i,j})$  de  $D^{(1,1) \rightarrow (0,1)}$

- $B^{(0)} = \begin{pmatrix} 0 & & & \\ P_{\alpha}^{(0)} & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ & & P_{\omega-1}^{(0)} & 0 \end{pmatrix}$

- $B^{(1)} = \begin{pmatrix} \mathbf{b}_{\alpha} & & \\ & \ddots & \\ & & \mathbf{b}_{\beta} \end{pmatrix}$  avec  $\mathbf{b}_i = \begin{pmatrix} 0 & & & \\ P_{\alpha}^{(1)} P_{i+\alpha}^{(0)} & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ & & P_{\omega-1}^{(1)} P_{\omega-1}^{(0)} & 0 \end{pmatrix}$

- $H = (\mathbf{h}_{\alpha} \quad \cdots \quad \mathbf{h}_{\beta})$  avec  $\mathbf{h}_i = \begin{pmatrix} 0 & & & \\ P_{\alpha}^{(0)} (1 - P_{i+\alpha}^{(0)}) & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ & & P_{\omega-1}^{(0)} (1 - P_{\omega-1}^{(0)}) & 0 \end{pmatrix}$

- $E^{(0,0)} = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & P_{\alpha-1}^{(0,0)} \\ & & 0 & \\ & & \vdots & \\ & & 0 & \end{pmatrix}$

- $E^{(1,0)} = (\mathbf{e}_{\alpha} \quad \cdots \quad \mathbf{e}_{\beta})$  avec  $\mathbf{e}_i = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & P_{\alpha-1}^{(0,0)} (1 - P_{i+\alpha-1}^{(0)}) \\ & & 0 & \\ & & \vdots & \\ & & 0 & \end{pmatrix}$

- $E^{(0,1)} = (\mathbf{e}_{\alpha+\alpha} \quad \cdots \quad \mathbf{e}_{\beta+\beta})$  avec  $\mathbf{e}_i = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & P_{\alpha-1}^{(0,0)} (1 - P_{i+\alpha-1}^{(0)}) + P_{\alpha-1}^{(0,1)} P_{i+\alpha-1}^{(0)} \\ & & 0 & \\ & & \vdots & \\ & & 0 & \end{pmatrix}$

- $E^{(1,1)} = \begin{pmatrix} \mathbf{e}_{\alpha,\alpha} & \cdots & \mathbf{e}_{\beta,\beta-1} & \mathbf{e}_{\beta,\beta} \end{pmatrix}$   
avec  $\mathbf{e}_{\mathbf{i},\mathbf{j}} = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & (1 - P_{i+\alpha-1}^{(1)})(P_{\alpha-1}^{(0,0)}(1 - P_{i+j+\alpha-1}^{(0)} + P_{\alpha-1}^{(0,1)}P_{i+j+\alpha-1}^{(0)}) \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}$
- $F^{(1,0)} = \begin{pmatrix} \mathbf{f}_{\alpha} & & \\ & \ddots & \\ & & \mathbf{f}_{\beta} \end{pmatrix}$  avec  $\mathbf{f}_{\mathbf{i}} = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & P_{\alpha-1}^{(0,1)}P_{i+\alpha-1}^{(0)} \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}$
- $F^{(1,1)} = \sum_{\alpha \leq i, j \leq \beta} \mathbf{f}_{\mathbf{i},\mathbf{j}}$  avec  $\mathbf{f}_{\mathbf{i},\mathbf{j}} = \begin{pmatrix} \cdots & \cdots & \cdots \\ \cdots & P_{\alpha-1}^{(1,1)}P_{i+\alpha-1}^{(0)}P_{i+j+\alpha-1}^{(0)} + P_{\alpha-1}^{(1,0)}P_{i+\alpha-1}^{(0)}(1 - P_{i+j+\alpha-1}^{(0)}) & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots \end{pmatrix}$   
l'élément non nul étant en position  $((\omega - \alpha + 1)(i - \alpha) + 1, s_{i,j} + \alpha - 2)$
- $G^{(0,0)} = \begin{pmatrix} F_{\alpha}^{(0)}P_0^{(0,0)}(1 - P_{\alpha}^{(0)}) & \cdots & F_{\beta}^{(0)}P_0^{(0,0)}(1 - P_{\beta}^{(0)}) & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & & 0 & \vdots & & \vdots \\ \vdots & & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$
- $G^{(1,0)} = \begin{pmatrix} \mathbf{g}_{\alpha} & & 0 & \cdots & 0 \\ & \ddots & & & \\ & & \mathbf{g}_{\beta} & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$  avec  $\mathbf{g}_{\mathbf{i}} = \begin{pmatrix} F_i^{(0)}P_0^{(1,0)}P_i^{(0)} \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}$
- $C^{(0,0)} = \sum_{\alpha \leq i, j \leq \beta} \mathbf{c}_{\mathbf{i},\mathbf{j}}^{(0,0)}$  avec  $\mathbf{c}_{\mathbf{i},\mathbf{j}}^{(0,0)} = \begin{pmatrix} \cdots & F_i^{(1)}P_0^{(1,0)}(1 - P_i^{(0)})(1 - P_{i+j}^{(0)}) & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots \end{pmatrix}$  l'élément non nul étant en position  $(1, t_{i,j})$  où  $t_{i,j} = 1 + (j - \alpha)(\omega - \alpha + 1) + (i - \alpha)$
- $C^{(0,1)} = \sum_{\alpha \leq i, j \leq \beta} \mathbf{c}_{\mathbf{i},\mathbf{j}}^{(0,1)}$  avec  $\mathbf{c}_{\mathbf{i},\mathbf{j}}^{(0,1)} = \begin{pmatrix} \cdots & \cdots & \cdots \\ \cdots & F_i^{(1)}P_0^{(0,1)}(1 - P_i^{(0)})P_{i+j}^{(0)} & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots \end{pmatrix}$  l'élément non nul étant en position  $(1 + (i + j - 2\alpha)(\alpha - 1), t_{i,j})$
- $C^{(1,0)} = \sum_{\alpha \leq i, j \leq \beta} \mathbf{c}_{\mathbf{i},\mathbf{j}}^{(1,0)}$  avec  $\mathbf{c}_{\mathbf{i},\mathbf{j}}^{(1,0)} = \begin{pmatrix} \cdots & \cdots & \cdots \\ \cdots & F_i^{(1)}P_0^{(0,1)}P_i^{(0)}(1 - P_{i+j}^{(0)}) & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots \end{pmatrix}$  l'élément non nul étant en position  $(1 + (i - \alpha)(\alpha - 1), t_{i,j})$
- $C^{(1,1)} = \sum_{\alpha \leq i, j \leq \beta} \mathbf{c}_{\mathbf{i},\mathbf{j}}^{(1,1)}$  avec  $\mathbf{c}_{\mathbf{i},\mathbf{j}}^{(1,1)} = \begin{pmatrix} \cdots & \cdots & \cdots \\ \cdots & F_i^{(1)}P_0^{(0,1)}P_i^{(0)}P_{i+j}^{(0)} & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots \end{pmatrix}$  l'élément non nul étant en position  $(s_{i,j}, t_{i,j})$

## 10.4 Annexe 4: matrice du modèle BOSS

Le vecteur de population et la matrice de projection sont:

$$\mathbf{N} = \begin{pmatrix} \mathbf{N}_0 \\ \vdots \\ \mathbf{N}_{\beta-\alpha} \\ \mathbf{m}_0 \\ \vdots \\ \mathbf{m}_{\beta-\alpha} \\ \mathbf{m}_{\beta-\alpha+1} \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad M = \begin{pmatrix} \mathbf{A}_0 & 0 & \cdots & 0 & \mathbf{C}_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \vdots & 0 & \ddots & \ddots & \vdots & \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & \vdots & \ddots & \ddots & 0 & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \mathbf{A}_{\beta-\alpha} & 0 & \cdots & 0 & \mathbf{C}_{\beta-\alpha} & \\ \mathbf{E}_0 & \cdots & \cdots & \mathbf{E}_{\beta-\alpha} & \mathbf{B}_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & \mathbf{D}_0 & \ddots & \ddots & \vdots & \vdots \\ \vdots & & & \vdots & 0 & \ddots & \ddots & 0 & \vdots \\ \vdots & & & \vdots & \vdots & \ddots & \ddots & \mathbf{B}_{\beta-\alpha} & 0 \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & \mathbf{D}_{\beta-\alpha} & \mathbf{B}_{\beta-\alpha+1} \end{pmatrix}$$

Une difficulté de représentation de cette matrice est que les blocs de la matrice sont de taille variable: les  $A_i$  sont carrées de taille  $N_i \times N_i$  avec  $N_i = (\alpha - 1)(\beta - \alpha + 2 - i)$  et les  $B_i$  carrées de taille  $M_i \times M_i$  avec  $M_i = (\beta - \alpha + 1 - i) + (\omega - \beta)$ . Sa taille totale vaut alors:

$$N = \sum_{k=0}^{\beta-\alpha} (\alpha - 1)(\beta - \alpha + 2 - k) + \sum_{k=0}^{\beta-\alpha+1} ((\beta - \alpha + 1 - k) + (\omega - \beta)) = 12344$$

avec les valeurs standards de  $\alpha, \beta$  et  $\omega$ .

$$\bullet \mathbf{A}_i = \begin{pmatrix} \tilde{\mathbf{a}} & \mathbf{d}_{\alpha+i} & \cdots & \cdots & \mathbf{d}_{\beta} \\ 0 & \mathbf{a}_{\alpha+i} & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & \mathbf{a}_{\beta} \end{pmatrix} \text{ de la même forme que la partie supérieure gauche de la matrice}$$

$M$  de (9) en remplaçant les  $P_X$  par  $P_X^{(i)}$

$$\bullet \mathbf{E}_i = \begin{pmatrix} \tilde{\mathbf{e}}_i & \mathbf{e}_{i,i} & \cdots & \mathbf{e}_{i,\beta} \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ \vdots & & & \vdots \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 \end{pmatrix}, \text{ avec } \tilde{\mathbf{e}}_i = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & P_{\alpha}^{(i)} \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ \vdots & & & \vdots \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 \end{pmatrix} \text{ et}$$

$$\mathbf{e}_{i,k} = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & P_{\alpha}^{(i)}(1 - P_{\alpha+\alpha+k-1}^{(i)}) + P_{\alpha}^{(i)}P_{\alpha+\alpha+k-1}^{(i)} \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ \vdots & & & \vdots \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 \end{pmatrix}$$

$$\bullet \mathbf{B}_i = \begin{pmatrix} 0 & & & & & \\ (1 - F_{\alpha+i}^{(i)})P_{\alpha+i}^{(i)} & \ddots & & & & \\ & \ddots & 0 & & & \\ & & (1 - F_{\beta}^{(i)})P_{\beta}^{(i)} & 0 & & \\ & & & P_{\beta+1}^{(i)} & \ddots & \\ & & & & \ddots & P_{\omega-1}^{(i)} \\ & & & & & 0 \end{pmatrix}$$

$$\bullet \mathbf{C}_i = \begin{pmatrix} \tilde{\mathbf{c}}_{i,i} & \cdots & \cdots & \tilde{\mathbf{c}}_{i,\beta} & 0 & \cdots & 0 \\ \mathbf{c}_{i,i} & 0 & \cdots & 0 & & & \\ 0 & \ddots & \ddots & \vdots & \vdots & 0 & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & & & \\ 0 & \cdots & 0 & \mathbf{c}_{i,\beta} & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix} \text{ avec } \tilde{\mathbf{c}}_{i,k} = \begin{pmatrix} F_{\alpha+k}^{(i)} \tilde{P}_0^{(i)} (1 - P_{\alpha+k}^{(i)}) \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}$$

$$\text{et } \mathbf{c}_{i,k} = \begin{pmatrix} F_{\alpha+k}^{(i)} P_0^{(i)} P_{\alpha+k}^{(i)} \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}$$

$$\bullet \mathbf{D}_i = \begin{pmatrix} F_{\alpha+i}^{(i)} P_{\alpha+i}^{(i)} & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \vdots & \vdots & & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & \vdots & & & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & F_{\beta-1}^{(i)} P_{\beta-1}^{(i)} & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & F_{\beta}^{(i)} P_{\beta}^{(i)} & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & & & \vdots & 0 & \vdots & & \vdots \\ \vdots & & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ \vdots & & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$$